Über das Verhalten von Sprossen bei Widerstand leistender Erdbedeckung.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

WALTER LEONHARDT

AUS MEISSEN

MIT 17 TEXTFIGUREN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1915

Über das Verhalten von Sprossen bei Widerstand leistender Erdbedeckung.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

WALTER LEONHARDT

AUS MEISSEN

MIT 17 TEXTFIGUREN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1915

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Woltereck.

Leipzig, den 29. September 1914.

Der Procancellar.
Kirchner.

Erscheint auch in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band LV, Heft 1, S. 91--175. 1915. Herausgegeben von W. Pfeffer.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546828_0051

In der freien Natur kommen die keimenden Pflanzen nicht allzuselten in die Lage, sich abnorm hohen Erdschichten entwinden oder eine harte Erddecke durchbrechen zu müssen. Man kann z. B. im Walde beobachten, wie Keimlinge oder aus Knollen und Zwiebeln getriebene Sprosse mächtigen Maulwurfshaufen entsprießen, oder sehen, wie auf hartgetretenem Wege ein Spröß̈chen sich den Zutritt zum Licht erzwingt, indem es die feste Kruste zersprengt. Wie ist es den Pflanzen möglich, solche Leistungen zu vollbringen, deren Ungewöhnlichkeit in diesen Fällen durch die äußeren Umstände ohne weiteres dokumentiert wird? Nicht nur erfordern diese eine ansehnliche Kraft, ohne Zweifel spielt auch die Form der Pflanze eine wichtige Rolle dabei. Diese Überzeugung drängt sich auf, wenn man eine verschüttete Pflanze aus der Erde befreit und mit einer daneben wachsenden normalen Artgenossin vergleicht (Fig. 1). Die Form der ersteren erscheint in vielen Fällen unmittelbar als mechanisch und biologisch zweckmäßig, während man sich von der anderen nicht vorstellen kann, daß sie die von jener geleistete Arbeit hätte vollbringen sollen. Welches sind die Ursachen dieser Formverschiedenheiten?

Das hiermit angedeutete Problem habe ich zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen gemacht, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind. Sie betreffen die folgenden Fragen:

Wie verhält sich die normalerweise am Licht vegetierende Pflanze, wenn sie zum Eindringen in höhere Erdschichten gezwungen ist? Durch welche äußeren Einflüsse ist ihr Habitus bedingt?

In welcher Weise verhält sich die Pflanze in festem Boden, und welche Formänderungen geht sie darin ein? Auf welchen Ursachen beruhen dieselben?

Beim Verfolgen der mechanischen Arbeitsleistungen der Pflanzen erhob sich naturgemäß die Frage, wie die verschiedenen Formen mechanisch gegen den Boden wirken möchten. Ein besonderes Interesse hatte das Problem bei den nutierenden dikotylen Keimlingen, die mit herabgebogenem Gipfel das Erdreich durchdringen. Der Versuch einer Lösung dieses Problems bildet den Schluß der Arbeit.

Mit Notwendigkeit erhebt sich in diesem Gedankenkreise auch die Frage, durch welche inneren Mittel und Wege die mechanischen Außenleistungen von der wachsenden Pflanze vollbracht werden. Die Lösung dieses Problems ist von Pfeffer (1893) gegeben worden. Die Außenleistungen kommen nach ihm zustande, „indem dann, wenn die Widerlage die Vergrößerung der Zelle unmöglich macht, das Flächenwachstum der Zellwand noch fortschreitet und hierdurch, unter allmählicher Entspannung der Zellhaut, die Turgorenergie gegen die Widerlage gelenkt wird.“ „Nachdem der Außendruck bis zur Äquilibrierung des Widerstandes angeschwollen ist, vermag das wachsende Organ die Widerlage unter einer entsprechenden Arbeitsleistung vor sich her zu schieben.“ (Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 2. Bd., S. 144 ff.)

Über den auf den folgenden Blättern behandelten Gegenstand sind mir in der botanischen Literatur ausführlichere Angaben nicht bekannt geworden. Eingehende Untersuchungen betreffen nur die Art und Weise, in welcher die Pflanzen den Boden durchbrechen, deren Kenntnis wir bei unseren Versuchen natürlich nicht entraten konnten. So legte Areschoug (1896) an einer größeren Anzahl von Beispielen mit Abbildungen dar, in wie verschiedener Weise die Lichtsprosse der „geophilen“ [1]) Pflanzen zum Vorschein kommen, und wie mannigfaltig die Vorrichtungen sind, durch welche jenen bei ihrem Emporwachsen der nötige Schutz zuteil wird. Ein ähnliches Ziel verfolgt Massart (1903). Wie Klebs (1885) die Mannigfaltigkeit der Keimungsformen auf eine geringe Anzahl von Haupttypen zurückgeführt und dadurch späterer Forschung den Einblick

1) Areschoug bezeichnet als „geophil“ solche Pflanzen, welche ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen und deren Lichtsprosse also ihre Entwicklung mehr oder weniger vollständig unter der Erde durchmachen.

in dieses große Gebiet in dankenswerter Weise erleichtert hat, so versucht er aus seinen zahlreichen Beobachtungen an perennierenden Pflanzen aller Gebiete des Systems einige immer wiederkehrende „modes de sortie“ herauszuarbeiten. Seine Untersuchungen berühren sich teilweise mit den vorliegenden, wenn er den inneren und äußeren Reizen nachgeht, die die zahlreichen Reaktionen hervorrufen, auf denen das Durchbrechen durch den Boden beruht. Auf seine Ergebnisse in dieser Hinsicht wird an einzelnen Stellen hingewiesen werden. Der hier interessierende Gegenstand, das Verhalten der aufstrebenden Pflanzen bei abnorm hoher Erdbedeckung, steht in den genannten Arbeiten nirgends in Frage.

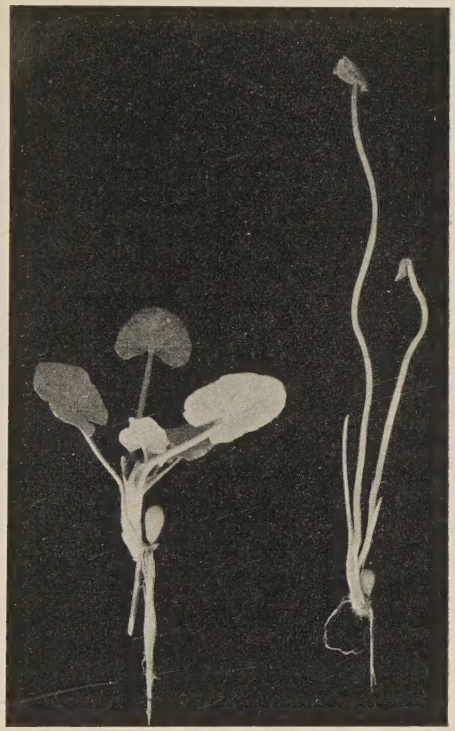

Fig. 1. *Ficaria verna.*
Das Knöllchen der rechts abgebildeten Pflanze wurde von einem Maulwurfshaufen schwerer lehmiger Erde verschüttet. Das längste Blatt ist durch eine 15 cm hohe Schicht hindurchgedrungen und hat sich eben am Licht entfaltet. Die links abgebildete Pflanze ist ca. 2 cm Tiefe entsprossen und hat sich normal am Licht entwickelt. Verkl.

Auch die Annahme, daß die ausgedehnten landwirtschaftlichen Untersuchungen über den Einfluß der Saattiefe auf das Gedeihen der Kulturpflanzen, die sich auch auf abnorm hohe Erddecken erstrecken, genauere Schilderungen des Aussehens von Pflanzen aus großen Tiefen enthalten möchten, fand sich nicht bestätigt. Trotzdem sei vor anderen auf die Untersuchungen Wollnys (1884), in denen sich die ganze ältere Literatur verarbeitet findet, nachdrücklich hingewiesen. Denn sie stellen eine wertvolle Ergänzung des Bildes, das hier gegeben wird, dar, insofern sie exakten Aufschluß geben über den Prozentsatz sowie über die weitere Entwicklung der aus verschiedenen Saattiefen auflaufenden Pflanzen. (Die Ernteerträge, Gewicht des

Strohs, der Körner und Knollen, sind doch ein Maß für den Grad der Entwicklung der Pflanzen.) Unsere Versuche reichten soweit nicht. Dafür kommen die auf den folgenden Blättern behandelten Dinge in Wollnys Arbeit ebenso nur andeutungsweise zur Sprache, wie in der Abhandlung von C. Kraus (1889) „Zur Kenntnis des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung".

Methodik.

Die Art und Weise meiner Versuchsanstellung zeichnete sich durch große Einfachheit aus. Samen pflegte ich vor der Aussaat anzuquellen. Die Versuche mit Keimpflanzen haben den Vorteil, sich jederzeit und so oft als erwünscht anstellen zu lassen, während man bei ausdauernden Gewächsen, zumal Freilandpflanzen, sowie bei den aus aufbewahrten Knollen und Zwiebeln zu ziehenden Pflanzen an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist und den Versuch nicht jederzeit ausführen kann. Die trocken aufgehobenen Knollen und Zwiebeln, wie die von Dahlien, Tulpen usw., wurden gegen Ende des Jahres in die zum Versuch bestimmten Behältnisse eingepflanzt.

Die von mir meistens benutzte Bodenart war die im Leipziger botanischen Institut regelmäßig verwendete sehr sandige Komposterde, die sich für die Zwecke der Versuche recht günstig erwies, insofern sie lockere, aber auch sehr feste Erddecken gut herzustellen gestattete, in ihrer physikalischen Beschaffenheit also recht variierbar war. Zuweilen wurde auch lehmige Gartenerde angewandt, die aber den Nachteil hatte, sich viel schwieriger in gewünschter Konsistenz herstellen zu lassen. Um der Komposterde die manchmal gewünschte Homogenität zu verleihen, befreite ich sie durch Sieben von den beigemengten Steinchen.

Die Auswahl der Behältnisse erfolgte ganz dem Zwecke des jeweiligen Versuchs gemäß. Ihre Größe richtete sich nach der zu erwartenden Größe der Pflanzen. So gelangten neben Tontöpfen verschiedenster Dimension hohe Blechkästen mit Glaswänden und ein sehr hoher Holzkasten zur Verwendung. Der letztere besaß eine Höhe von 110 cm und eine Breite und Tiefe von 45 cm und war so eingerichtet, daß zwei gegenüberliegende Wände heruntergeklappt werden konnten, wodurch das Pflanzen und Herausnehmen der Gewächse erleichtert wurde. Die Blechkästen von 40 cm Höhe,

26 cm Breite und 16 cm Tiefe waren in den Breitseiten mit beweglichen Glaswänden ausgestattet. Sie dienten sowohl dazu, im Boden befindlichen Pflanzen Licht zuzuführen, um ihr Verhalten im Boden bei Belichtung festzustellen, als auch den normalen, also bei Lichtabschluß verlaufenden Entwicklungsgang im Boden direkt beobachten zu lassen; die hinter der Glaswand befindlichen Pflanzen wurden also im zweiten Falle künstlich verdunkelt. Es muß darauf hingewiesen werden, daß das soeben erwähnte Hilfsmittel durchaus nicht alle Wünsche befriedigt. Die Pflanzen werden oft durch die Erde zu räumlichen Krümmungen gezwungen und entfernen sich daher mehr oder weniger von der Glaswand. So kommt man selbst hier ohne den Schluß aus dem Endresultat, wie es sich nach dem Herausnehmen der Pflanzen aus dem Boden darbietet, auf den Entwicklungsgang nicht aus. Auf ihn war ich allein angewiesen bei den Versuchen mit Freilandpflanzen. Hier wurden die hohen Erdschichten Ende Januar mittels Tonröhren von 60 cm Höhe und 14 cm Weite über die unterirdischen Stöcke gebracht. Mitte bis Ende Mai fand die Öffnung der Röhren zur Untersuchung statt. Mit Ausnahme einiger Fälle, in denen es gelang, die Knospen abgetrennter Teile von Rhizomen in den Glaskästen bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe zu bringen, konnten die Prozesse des Eindringens bei den Freilandpflanzen nicht beobachtet werden, und ich war also darauf angewiesen, sie aus dem Endresultat zu erschließen. Erleichtert bezw. überhaupt erst ermöglicht wurde dies durch den Vergleich mit in Luft etiolierten Pflanzen, deren Entwicklung sich bequem verfolgen ließ. Die Pflanzen wachsen im Erdreich ohne Licht heran. Will man daher erkennen, welche Eigenschaften ihres Habitus auf den mechanischen Einfluß der Erde zurückzuführen sind, muß man sie mit etiolierten Pflanzen vergleichen. Aus diesem Grunde wurden immer zugleich etiolierende Vergleichsexemplare gezogen. Deren Eigenschaften werden aber wiederum als Besonderheiten erst dann erkannt, wenn man sie mit Lichtpflanzen vergleicht; daher machte sich auch ihre Kultur in jedem Falle notwendig. Um im folgenden bei der Gegenüberstellung von im Boden und in Luft etiolierten Pflanzen die umständliche Beifügung des jeweiligen Mediums unterlassen zu können, sei an dieser Stelle bemerkt, daß nur die in Luft etiolierten Pflanzen als „etiolierte Pflanzen“ oder „Dunkelpflanzen“ bezeichnet werden sollen. Im Freien wurden zur Verdunkelung lichtdicht verschlossene Tonröhren benutzt.

Die Unterbringung der Samen usw. in festem Boden geschah folgendermaßen. Ich füllte die Töpfe, deren Bodenöffnung zur Drainage stets mit einer Tonscherbe überdeckt war — bei größeren Gefäßen wurde sogar der ganze Boden mit Scherben oder Kies belegt — bis zu einer gewissen Höhe mit angefeuchteter Erde. Diese wurde mit der Hand möglichst festgedrückt. Die freie Fläche, in der die Samen je nach Größe in wechselnder Zahl zur Aussaat gelangten, wurde nachträglich etwas aufgelockert, damit zwischen den noch aufzutragenden Schichten und den unteren keine Grenzfläche, die ein leichtes Absprengen ermöglichen würde, sondern inniger Zusammenhang entstünde. Die Erde über den Samen wurde in gleicher Weise festgedrückt, zur Erzielung großer Dichtigkeit das Ganze wohl auch mit einem eisernen Gewichte festgestampft. Die Töpfe mit der noch feuchten Erde gelangten dann meist ins Wärmezimmer, wo die Wasserverdunstung allmählich eine gewisse Härte des Bodens herbeiführte. Schollen solchen festen Bodens zerfielen nicht von selbst, sondern verlangten zum Zerbrechen einigen Kraftaufwand; die Bodenteilchen kohärierten also sehr stark. Die Härte des Bodens ist an der Oberfläche wegen stärkster Verdunstung von Wasser am größten. Dieser Umstand sowie die unvermeidliche Verschiedenheit in der Druckverteilung im Innern des Bodens veranlaßten mich, anfangs angestellte Messungen über die Festigkeit des Bodens später nicht mehr auszuführen; die gefundenen Zahlen bewegten sich in zu großen Intervallen.

Im übrigen wurden den Pflanzen die besten Außenbedingungen, also hinreichende Feuchtigkeit, Luft und Wärme geboten. Die mechanische Leistungsfähigkeit der Pflanzen kann ja nicht voll erkannt werden, wenn ihre Entwicklung durch Faktoren beeinträchtigt wird, die mit mechanischer Beeinflussung nichts zu tun haben. Das Problem, in welcher Weise die Außenleistungen, die auf dem osmotischen Druck der wachsenden Zellen beruhen, durch Nahrungs- und Wassermangel geändert werden, wird im folgenden nicht berührt.

Über die Methodik einiger Spezialversuche wird betreffenden Orts berichtet.

Für das Eindringen in den Boden ist es ein wesentlicher Unterschied, ob die wachsende Region des Triebes terminal oder basal resp. interkalar untergebracht ist, ob also die treibende

Kraft unmittelbar hinter der eindringenden Spitze oder weit entfernt von ihr in Aktion tritt. Im ersten Falle, der zumeist bei den Dikotylen realisiert ist, drängt sich immer ein Sproßstück von geringer und in der Hauptsache konstanter Länge in den Boden, das, falls es durch ein Hindernis zum Ausbiegen gezwungen wird, die normale Vertikalstellung durch eine entsprechende geotropische Krümmung rasch wiedererreicht. Solche Sprosse besitzen eine außerordentliche Beweglichkeit und Orientierungsfähigkeit in dem zuweilen sehr inhomogenen Medium des Bodens. Der ganze unterhalb der wachsenden Region gelegene Teil des Sprosses wird von irgendwelcher Richtungsänderung der Spitze nicht in Mitleidenschaft gezogen, weil er ausgewachsen ist. Anders im zweiten Falle, den man als den monokotylen Typ bezeichnen kann. Hier wird der Trieb in ganzer und stetig wachsender Länge in das Erdreich hineingeschoben. (Man denke z. B. an *Hyacinthus*). Die Fläche, die sich der Reibung darbietet und auf welche seitlicher Druck des Bodens fällt, ist also nicht nur relativ größer, als bei apikalem Wachstum je möglich ist, sondern wächst auch beständig mit zunehmender Länge des eindringenden Gebildes. Ein stetiges Anwachsen des Außenwiderstandes und die Notwendigkeit immer höheren Kraftaufwandes ist die Folge davon, während man beide, Widerstand und Kraft, bei dem apikalen Typ im großen und ganzen als konstant annehmen kann. Die Verhältnisse liegen in jenem Falle genau wie bei einem Pfahl, dessen Eintreiben umso höheren Energieaufwand erfordert, je tiefer er bereits im Boden steckt. Ferner ist hier die Aktionsfähigkeit auf ein Minimum beschränkt, ein Hindurchtasten gleichsam durch die Unebenheiten des Erdreichs ist ausgeschlossen. Die Spitze basal wachsender Organe oder Sprosse wächst meist sehr wenig oder gar nicht mehr, und die apikalen Teile sind demgemäß auch nicht geotropisch aktionsfähig. Gesetzt nun den Fall, die Spitze werde durch einen Stein oder ein sonstiges Hindernis seitlich abgelenkt, so sind sämtliche übrigen Partien des Triebes gezwungen, diese Richtungsänderung ihrerseits zu wiederholen. Auch wird die ursprüngliche vertikale Bewegungsrichtung nicht wiedergewonnen, da die Spitze die Abweichung nicht geotropisch zu korrigieren vermag. Der Trieb wird unter diesen Umständen das Licht verspätet, bei stärkeren Abweichungen auch gar nicht erreichen. Deshalb müssen solche Abweichungen möglichst überhaupt unterbleiben. Erreicht kann das werden durch Starrheit der Triebe, die dann eher das Hindernis verschieben als

sich von ihm vom Wege abdrängen lassen. Aus diesen Gründen ist für Pflanzen oder einzelne Organe mit basaler Wachstumszone im Boden eine biegungsfeste Konstruktion vorteilhaft. Sie ist nicht überhaupt notwendig. Denn falls nicht ganz besondere Widerstände das vertikale Eindringen hemmen, infolge deren die Pflanze nach einem Orte geringeren Widerstandes, d. i. zur Seite ausbiegen würde, liegt zum Ausbiegen kein Grund vor, weil dann der seitliche Widerstand nicht geringer ist als der vertikale. Es ist schließlich darauf hinzuweisen, daß äußere Glätte resp. das Fehlen seitlicher Bildungen für basal wachsende Pflanzen unerläßliche Eigenschaften sind. Man denke sich einen längeren schuppenbesetzten Sproß in das Erdreich geschoben, und man wird sehen, wie sich die Erde in den Achseln der Schuppen staut. Es müßten aus dem Mangel jener Eigenschaften für das Eindringen der Pflanzen enorme Widerstände resultieren.

Aus alledem geht hervor, daß die basal oder interkalar wachsende Pflanze niemals die Leistungen vollbringen kann, die die terminal wachsende Pflanze vollbringt. Das folgt schon aus der Tatsache, daß die Pflanze nur einen bestimmten Maximaldruck zu erzeugen vermag. Da bei basalem Vegetationspunkt der Außenwiderstand mit zunehmender Höhe des Eindringens steigt, muß ein Punkt kommen, wo er jenem Maximaldruck gleichkommt und ihn übertrifft, und von da ab kann keine Vorwärtsbewegung mehr stattfinden. Dann werden übrigens die basalen wachsenden Partien seitlich ausbiegen müssen. Die terminal wachsende Pflanze dagegen arbeitet gegen einen konstanten Widerstand und wäre daher zum Durchbrechen unbegrenzter Erdschichten befähigt, wenn dasselbe nur von diesem einen Moment abhinge. Auch indem für die basal wachsende Pflanze äußere Hemmnisse viel verhängnisvoller werden können als für die apikal wachsende, sind ihrer Leistungsfähigkeit engere Grenzen gezogen.

Diese Unterschiede treten unter normalen Verhältnissen, wo die bedeckende Erdschicht geringe Höhe hat, und selbst in den Versuchen mit hohen Erdschichten weniger scharf hervor, weil noch andere Faktoren, derer bisher nicht gedacht wurde, das Endergebnis beeinflussen. Eben deshalb erscheint es mir richtig, von vornherein das Augenmerk auf sie zu lenken, um sie bei der Beurteilung der Tatsachen stets gegenwärtig zu haben.

Die Lokalisation der wachsenden Region ist wichtig genug, um als Einteilungsprinzip für die zu besprechenden Pflanzen dienen

zu dürfen. Nun verhalten sich, wie schon angedeutet, die beiden Typen in der Hauptsache so, daß der terminale die Mehrzahl der dikotylen, der basale bezw. interkalare die meisten monokotylen Pflanzen auf sich vereinigt. Wenn wir daher im folgenden Dikotyle und Monokotyle gesondert behandeln, so ist das auch vor dem hier dominierenden mechanischen Gesichtspunkte gerechtfertigt.

I.

Dikotyle Pflanzen.

Wir beginnen mit dem bekannten botanischen Versuchsobjekte

Vicia Faba major.

Vicia Faba läßt die Kotyledonen in der Erde und durchbricht mit einem nutierenden Epikotyle den Boden. Der gekrümmte Gipfel ist keilförmig, weil das Stengelglied in seinen obersten Partien kantig ist. Dieselben werden nach dem Geradestrecken, infolge Dickenwachstums rundlicher, so daß der ausgewachsene Epikotyl scharfer Kanten entbehrt. Bei seichter Lage des Samens und nicht zu festem Boden gelangt der kräftige Epikotyl ohne Schwierigkeiten ans Licht. Sein Bogen bietet gegenüber dem anderer Pflanzen, z. B. der später zu besprechenden *Phaseolus vulgaris* und *Lupinus albus*, einen geringen Widerstand, einmal wegen der keilförmigen Gestalt, das andere Mal wegen der geringen Größe des herabgebogenen Sproßgipfels selbst. In welcher Weise der nutierende Stengel gegen das umliegende Erdreich wirkt, bleibt einer speziellen Untersuchung überlassen. Schon wenn durch die von unten her aufgelockerte Erdoberfläche geringe Lichtmengen zum Keimling zu dringen vermögen, beginnt sein Gipfel sich aufzukrümmen, um weiterhin rasch zur völligen Aufrechtstellung zu schreiten.

Auch an Dunkelkeimlingen krümmt sich der Gipfel, kaum nachdem der Bogen die Erdoberfläche durchstoßen hat, empor. Doch läßt seine völlige Geradestellung hier viel längere Zeit auf sich warten als bei den Lichtpflanzen[1]). Die Nutation wird von

1) Eingehende Untersuchungen über die Krümmungsursachen bei Keimstengeln sind von Sperlich (1912) angestellt worden.

dem nachfolgenden Internodium übernommen; allerdings verkleinert sich der Winkel der Krümmung des Gipfels immer mehr. Die Internodien sind im Dunkeln sehr viel länger und die Blattspreiten kleiner als am Licht. Immerhin erlangen die Blätter auch im Dunkeln recht ansehnliche Größe, mit Ausnahme des ersten und zweiten, die auf schuppenförmige Deckblättchen reduziert sind. Während am Licht die Blattstiele bald schräg vom Stengel abspreizen und die Fiedern der Spreiten sich horizontal ausbreiten, stehen die ersteren im Dunkeln etwas länger vertikal und die Fiedern bleiben zusammengelegt.

Ist nun ein Same (etwa 30 cm) tief ausgesät worden und zur Keimung gelangt, so behält der aufstrebende Epikotyl seine Gipfelkrümmung im Gegensatz zu Dunkelpflanzen in voller Intensität, d. i. um 180° bei. Das beruht mithin auf mechanischer Einwirkung des Erdbodens auf die Pflanze. Je länger das epikotyle Glied wird, um so mehr nimmt auch der umgebogene Gipfel an Länge zu, weniger infolge Wachstums des herabhängenden Stengelstücks als der am Gipfel dicht gedrängten Blätter. Diese stemmen sich jedoch nicht nach unten gegen den Boden, so daß eventuell auch auf der Seite des umgebogenen Gipfels eine Kraft für das Durchbrechen wirksam würde, aus dem einfachen Grunde, weil sich unter ihnen keine Erde, sondern Luft befindet. Der Sproß hat oben im Bereiche des nutierenden Gipfels einen größeren Querschnitt als in der Mitte und unten. Dringt nun dieser verbreiterte Gipfel in den Boden ein, so schiebt er größere Erdmassen nach oben und vor allem zur Seite, als der übrige Stengel räumlich zu ersetzen vermag. Deshalb entsteht unter dem herabhängenden Sproßgipfel ein Luftkanal, von dessen Existenz man sich auch im Freien, besonders auf plastischem feuchten Lehmboden, bei den verschiedensten nutierenden Keimpflanzen überzeugen kann. Die Stengel stecken dort in Erdröhren, die einen größeren Durchmesser als sie besitzen, und lassen sich leicht, ohne zu zerreißen, herausziehen, weil die seitliche Reibung am Boden fehlt. Allmählich werden die Röhren natürlich verschüttet und zugeschwemmt. Da der Epikotyl nicht unbegrenzt wachstumsfähig ist, müssen sich auch die obersten herabgebogenen Partien schließlich strecken, und zwar wird durch einseitig stärkeres Wachstum am Ende völlige Geradestreckung des Stengelgliedes erzielt. Während dies geschieht, geht die Nutation auf das 1. Internodium über. Bei dem endgültigen Geradestrecken des Epikotyls wird das erste, kleine Blatt in auf-

rechte Stellung gedrückt, nachdem es sich zuvor in Inverslage befunden. Da nun der Epikotyl noch ein wenig in die Länge wächst, stemmt sich der Boden gegen das dem Stengel nicht dicht angeschmiegte Blättchen, das infolgedessen nach abwärts gedrückt und zuweilen der Länge nach aufgerissen wird.

Das weitere Eindringen liegt dem 1. Internodium ob, dessen gleichfalls parallelschenkliger Bogen größere Oberfläche als derjenige des jugendlichen Epikotyls besitzt. Denn das 1. Internodium ist dicker als der Epikotyl, und die Stelle des ersten kleinen Deckblättchens nimmt jetzt das dritte, vollausgebildete Blatt ein. Das zweite Blatt, schuppenförmig wie das erste, befindet sich infolge der $^1/_2$-Stellung der Blätter auf der Vorderseite[1]) des Bogens, kann also die Funktion eines schützenden Organs für jüngere Bildungen nicht erfüllen. Jenes jetzt am Gipfel dominierende Blatt besitzt einen kräftigen Stiel, der samt den Fiederblättchen zur Vergrößerung des Gipfelquerschnitts sehr viel beiträgt. Übrigens ist der Bogen jetzt in höherem Maße dachig zugeschärft, weil das erste Internodium schärfer kantig ist als der Epikotyl, und die Biegung des Stengelendes ist stets so angelegt, daß der Bogen Keilform erhält. Hat sich das erste Internodium gerade gestreckt, so widerfährt dem zweiten Blättchen dasselbe Schicksal wie dem ersten, es wird seitlich abwärts gepreßt (Fig. 2, links).

Fig. 2. *Vicia Faba major.* Rechts = etiolierte, links = in Erde herangewachsene Pflanze. Das angeschnittene Stengelglied ist in beiden Fällen das 1. Internodium. Verkl.

Mit zunehmender Länge der Pflanze gestaltet sich das Eindringen immer schwieriger. Das zweite, ausgesprochen vierkantige

1) Ich schließe mich mit dieser Bezeichnungsweise Wiesner (1878, S. 17) an, der diejenige Seite der unteren aufrechten Partie des epikotylen Stengelgliedes, welche nach der nutierenden Spitze hingewendet ist, also diejenige, welche die Kotyledonen vor sich hat, die vordere, die entgegengesetzte die hintere nennt.

Internodium ist beträchtlich dicker als die vorhergehenden und daher sein Bogen breiter. Immerhin gelingt es auch ihm, sich völlig auszustrecken, allerdings nicht ohne mancherlei Verbiegungen. Die ersten beiden Blättchen boten der Überführung in aufrechte Stellung wegen ihrer Kleinheit wenig Widerstand. Das dritte Blatt dagegen, das einen kräftigen, spröden und wenig biegsamen Stiel besitzt, fügt sich den hierzu notwendigen Krümmungen nicht und verharrt in Inverslage. Das sich streckende 3. Internodium tritt deshalb entweder seitlich unter ihm hervor oder, da das bei der nach innen rinnenförmigen Gestalt des Stiels manchmal Schwierigkeiten hat, spaltet ihn der Länge nach mitten auf und wächst durch ihn hindurch (Fig. 2, links). Zuweilen drückt das vorhergehende, noch streckungsfähige Internodium das Blatt, dessen Spreite vom Boden festgehalten ist, an der Basis in die Höhe und zerbricht dabei den Stiel. Sowohl für das unter als über dem Blatt befindliche Internodium hat diese Behinderung der Verlängerung Verbiegungen zur Folge.

Die höheren Internodien werden immer dicker und die Blätter immer größer. Jedoch bedeutet die Dickenzunahme keine Vergrößerung des wirksamen Querschnitts, weil die Stengelglieder vom 1. Internodium an sich mehr und mehr höhlen. Springen infolgedessen die 2. und 3. Internodien schon an etiolierten Pflanzen mitunter der Länge nach auf, so vielmehr im Boden, wo der Längsdruck das Zerspalten begünstigt. Bemerkenswert ist, daß die beiden Hälften eines gespaltenen Internodiums recht verschieden lang werden können; die längere muß sich natürlich krümmen.

Trotz aller Schädigungen, die die Pflanzen bei langem Verweilen im Boden erleiden, vollbringt *Vicia Faba* ganz außerordentliche Leistungen. So ist das Verhalten des 2. und 3. Internodiums nur dann festzustellen, wenn sehr hohe Erdschichten über die Samen gebracht wurden, denn Schichten von 30 cm werden vom Epikotyl und 1. Internodium allein bewältigt. Der vorstehenden Schilderung liegen Pflanzen zugrunde, deren Samen unter einer 90 cm hohen Erdschicht gekeimt hatten (Komposterde, großer Holzkasten). Einzelne Pflanzen waren 77, 69, 54 cm hoch eingedrungen. Die Längenverhältnisse der betreffenden Pflanzen (in cm) waren folgende:

Höhe der durchdrungenen Erdschicht	Epikotyl	1. Internodium	2. Internodium	3. Internodium	Gesamtlänge
77	20	26	8	30	84
69	23	12	11	23	69
54	23	21	12	—	56

Die zweiten Internodien sind stark gewunden und der Länge nach aufgesprungen. Die Windungen erklären die Differenzen zwischen der wirklichen Gesamtlänge der Pflanzen und ihrer Höhe im Boden. Etiolierte Vergleichspflanzen ergaben folgende Zahlen:

Epikotyl	1. Internodium	2. Internodium	3. Internodium	Gesamtlänge
23	21	noch nicht ausgewachsen	—	51
10,5	21,5	16	12	62
11,5	15	21	noch nicht ausgewachsen	56

Es zeigte sich oft, daß die Internodien in lockerem Boden größere Länge erreichten als im Dunkeln in Luft. Ich bin geneigt, dies als einen Erfolg der Transpirationsverminderung im Boden anzusehen, da die gleiche Erscheinung in gleichem und höheren Maße in feuchter Luft eintritt. Indes sind die individuellen Verschiedenheiten in den Längen der Internodien, wie auch die obigen Zahlen lehren, derart, daß ein abschließendes Urteil nur nach einer großen Anzahl von Versuchen und Messungen gefällt werden kann. — Das Auftreten zahlreicher Adventivwurzeln insbesondere am Epikotyl, auf dem es nach Wollny beruht, wenn die Pflanzen aus größerer Tiefe (bis 15 cm) eventuell bessere Erträge zeitigen als die aus geringerer Tiefe, weil dadurch ein größeres Bodenstück ausgenutzt wird, habe auch ich oft konstatieren können.

Gibt man sich Rechenschaft darüber, worauf die ansehnlichen Leistungen von *Vicia Faba* beruhen, so bietet sich als nächster Grund der Nährstoffreichtum der Kotyledonen dar. Ohne ihn würden die Pflanzen trotz aller sonstigen günstigen Eigenschaften bald durch Verhungern zugrunde gehen. Daß die Leistungsfähigkeit aber noch von anderen Momenten abhängt, lehren die Versuche mit solchen Pflanzen, die ebenfalls über viel Reservestoffe verfügen, aber doch nur verhältnismäßig geringe Höhen im Boden erreichen, wie z. B. die Lupine. Diese günstigen Eigenschaften bestehen bei *V. Faba* vor allem in dem Fehlen größerer lateraler Bildungen, die die Internodien durch Anstemmen gegen den Boden am Strecken hindern. Ihr Sproßgipfel ist nicht durch mächtige Keimblätter verbreitert, und wenigstens die ersten Laubblätter sind klein. Die Pflanzen danken ihr hohes Eindringen ferner der Fähigkeit des Etiolierens, der Eigenschaft, bei Lichtausschluß das Längen-

wachstum der Stengel zu fördern und die Blattgrößen herabzumindern. Wie bedeutsam der Lichtmangel im Boden ist, wird offenbar, wenn Samen einer Glaswand anliegend zur Keimung gelangen. Zwar ist ein ganz zutreffendes Bild wegen des einseitigen Lichteinfalls nicht zu gewinnen, die Pflanze krümmt sich nach dem Licht hin und dringt nicht aufwärts in den Boden. Immerhin lassen die starke Entwicklung der Blätter und das geringe Längenwachstum der Stengelglieder ahnen, wie ihr Licht im Boden von Schaden wäre resp. welche Bedeutung der Fähigkeit des Etiolierens beizumessen ist. Als eine ganz vollkommene Anpassungserscheinung an eine mögliche abnorm hohe Erdbedeckung ist das Etiolement freilich auch nicht zu bewerten, wie aus dem geschilderten Verhalten der Laubblätter im Boden (bei Lichtausschluß) hervorgeht.

Die hohen Erdschichten gaben den Pflanzen Gelegenheit zu zeigen, aus welchen Tiefen sie sich noch ans Licht retten können. In den jetzt zu schildernden Versuchen mit festem Erdboden sollten die keimenden Pflanzen auf ihr morphologisches Verhalten und ihre Leistungsfähigkeit gegenüber einem hohen äußeren Widerstande geprüft werden, wie er auch in der Natur realisiert sein kann. Über die Art und Weise der Versuchsanstellung wurde oben berichtet. Angesichts der Kräftigkeit der Keimpflanzen von *Vicia Faba* konnten die Samen auch bei diesen Versuchen ziemlich tief (7—10 cm) ausgelegt werden.

Für die mechanische Wirkungsweise von *Vicia Faba* ist die keilartige Zuschärfung ihres Gipfels sehr wesentlich. (Als Gegenstück halte man sich einen Lupinenkeimling mit seinen breiten Widerstandsflächen vor Augen.) Ebenso wie nun ein belasteter Nagel in verschiedener Weise in widerstandsfähigen Boden eindringt je nach der Beschaffenheit des letzteren, so auch der sich streckende zugeschärfte *Faba*-Epikotyl. Ist dem festen Boden dank einem gewissen Wassergehalte einige Plastizität verblieben und das eindringende Gebilde nicht zu dick, so erfolgt ein wirkliches Einbohren: der Boden läßt sich in seitlicher Richtung noch komprimieren ohne gleich zu zerspringen; die Kompression in vertikaler Richtung bez. in Richtung der Achse des eindringenden Gebildes ist wegen der Spitze bez. Schneide nicht von Belang. Ist der zusammengedrückte Boden aber trockener und daher spröde, wie etwa trockene lehmige Erde, so wird er, sobald eine Schneide oder Spitze einen hinreichend intensiven Druck auf ihn ausübt, zerspalten. Bei den von innen wirkenden keimenden Pflanzen

findet man nicht nur Sprengung in vertikaler, sondern auch in horizontaler Richtung, in welchen Fällen also eine ganze Erdscholle abgerissen wird. Die Pflanze wächst dann in beiden Fällen in den Spalten weiter.

An den Keimlingen aus festem Boden fällt sofort die außerordentliche Dicke der Stengelglieder und als Korrelat dazu ihre geringe Länge gegenüber denjenigen der etiolierten Pflanzen auf. Die folgenden Zahlen sind Mittelwerte aus einer größeren Anzahl von Messungen an Epikotylen von *Faba*-Keimlingen, deren Samen gleichzeitig ausgesät wurden:

	Länge (in cm)	Dicke (in mm)
Lichtpflanzen	4,0	4,2
Dunkelpflanzen	12,0	3,9
Pflanzen aus festem Boden, 10 cm tief	5,0	5,0

(Ich habe derartige verdickte Stengel auch im Freien unter entsprechenden Umständen bei den verschiedensten Keimlingen beobachtet.) Ferner hat der Bogen des Epikotyls, dessen Form für das Eindringen höchst bedeutungsvoll ist, sehr wesentliche Gestaltsänderungen erfahren. Die beiden Schenkel, an etiolierten Keimlingen oder in lockerem Boden ziemlich weit voneinander abstehend, sind eng aneinander gepreßt, so daß die Unterseite der Umbiegungsstelle scharf geknickt ist (Fig. 3). Als interessante Anpassung an die Außenverhältnisse erscheint vor allem die oft bemerkbare schärfere Ausprägung der Keilform des Gipfels, die ja ursprünglich von der kantigen Form des Stengels herrührt. Im ganzen ist ein Bestreben, die Oberflächenvergrößerung, welche durch die Umbiegung des Sproßgipfels bedingt ist, auf ein Mindestmaß herabzusetzen, nicht zu verkennen. Die treibende Kraft verteilt sich jetzt auf eine relativ geringere Fläche als bei den Pflanzen in lockerem Boden, so daß der einzelne Punkt des Bogens einen höheren Druck ausübt. Die Form des Bogens ist also mechanisch vorteilhafter geworden. Schließlich sind die Pflanzen, welche mit derartig schwierigen äußeren Verhältnissen zu kämpfen hatten, stets mehr oder weniger gekrümmt.

Was die Ursachen dieser Formänderungen angeht, so sind bei denjenigen Keimlingen, welche in den unregelmäßigen vertikalen bez.

schrägen Spalten emporwachsen und sich den herrschenden Raumverhältnissen anschmiegen mußten, diese Umstände für die Krümmungen Erklärung genug. Zu ihnen gesellen sich in den Fällen, wo eine Erdscholle abgesprengt wurde und die Pflanzen in einem annähernd horizontalen Spalte weiter wachsen mußten, negativ geotropische Krümmungen, die, solange die Last der Erde auf den Keimlingen ruht, in ihrer wirklichen Ausprägung in der Hauptsache unterdrückt werden, jedoch beim Beseitigen derselben unter plötzlichem Emporschnellen der Keimlinge sichtbar werden. Die genaue Analyse der Krümmungen derjenigen Pflanzen, die sich einzubohren vermochten, ist mit Schwierigkeiten verbunden, nicht nur weil mehrere schwer kontrollierbare Ursachen dabei in Frage kommen können, sondern auch weil das Ausmaß derselben nicht abzuschätzen ist. Als eine solcher Ursachen wäre zunächst zu beachten ungleichmäßige Druckverteilung im Boden, welche die Pflanze veranlassen könnte, von Stellen stärkeren Widerstandes nach solchen schwächeren zu wachsen. Die Krümmungen können ferner eventuell traumatotrope Reaktionen sein; Verletzungen sind die Stengel in festem Boden ja stets ausgesetzt. Teilweise sind die Krümmungen auch als Ausweichen vor Hindernissen in Gestalt kleiner Steine usw. aufzufassen. Daß sie jedoch hierdurch nicht ausschließlich erklärt werden können, geht aus ihrem Auftreten in Erde hervor, die vor dem Feststampfen fein gesiebt wurde; allerdings sind sie hier weniger stark.

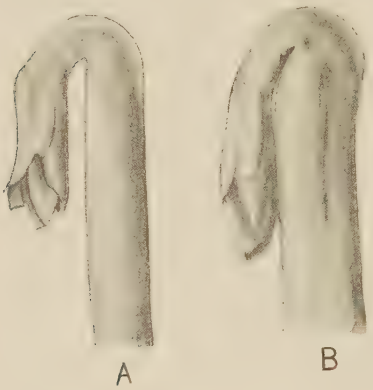

Fig. 3. *Vicia Faba major*, nutierender Epikotyl. *A* = in lockerem Boden (flach), *B* = in festem Boden. Vergr.

Ohne weiteres wird man für die innige Annäherung der beiden Schenkel des Bogens mechanische Pression als Ursache in Anspruch nehmen. Der Erdboden setzt seiner Verdrängung bez. Kompression einen Widerstand entgegen, übt also seinerseits auf die Pflanze einen Druck aus, dessen Folge die Annäherung der beiden Schenkel ist. Das Wachstum im Bogen paßt sich der Pressung allmählich an; denn beim plötzlichen Wegfall des Außendruckes verbreitert sich der Bogen nicht. An Stelle dessen beobachtet man häufig, wie sich die wachsende Region des aufrechten Schenkels krümmt, derart

daß die Hinterseite konkav wird; der andere Schenkel gerät dadurch in Schrägstellung[1]). Diese Erscheinung wird an anderer Stelle ihre Erklärung finden.

Der Keil erscheint schärfer ausgeprägt, weil seine Länge oder die Länge seiner Seitenflächen zugenommen hat. Zunächst muß man sich von der Vorstellung frei machen, es sei im festen Boden eher ein Abplatten des Gipfels zu erwarten und dessen Ausbleiben, ja der Eintritt des Gegenteils, demnach auf eine ganz besondere Aktion der Pflanze zurückzuführen. Auch die Seitenflächen des Keils unterliegen ja Druck. Das Wachstum ist also in seitlicher Richtung gar nicht erleichtert und ein Grund zur Abplattung daher nicht gegeben. Vielmehr dringt die Schneide des Keils in den widerstandskräftigen Boden ein. Dadurch schafft sie quasi einen engen Spalt, in den die nachfolgenden breiteren Partien eingezwängt werden. Sie erfahren hierbei einen starken seitlichen Druck, der eher eine Annäherung der Seitenflächen, d. i. eine Verschärfung des Keils erstrebt, als Verbreiterung gestattet. Die Verlängerung des Keils hängt nun mit dem ungewöhnlich starken Dickenwachstum des aufrechten Schenkels im Boden zusammen. Man stelle sich einen Pfahl vor und denke sich ihn an Dicke zunehmend. Dann muß seine Spitze, wenn sie nicht stumpfer d. h. ihr Winkel größer werden soll, sich verlängern. In analoger Weise liegen die Verhältnisse bei dem keilförmigen Bogen des Epikotyls. Daß er nicht stumpfer wird, wurde ja soeben dargelegt. Die nähere Darstellung dieser Verhältnisse ist zu umständlich, als daß ich weiter darauf eingehen möchte. Ich gebe nur der Überzeugung Ausdruck, daß die äußeren Druckverhältnisse, welche das Wachstum ja direkt zu beeinflussen vermögen, und die Tatsache, daß der Bogen normalerweise, auch in Luft, wie ein Keil geformt ist, zur Erklärung der beschriebenen Formänderungen völlig ausreichen. Eine Reaktion auf Kontaktreiz, wie z. B. die Bildung der Protuberanz am Knie des Allium-Keimblattes eine darstellt (Neubert, 1903, S. 142 f.), ist darin nicht zu erblicken.

Als Ursache für das verstärkte Dickenwachstum bietet sich die Hemmung des Längenwachstums durch den widerstandsfähigen Boden dar. Ist sie es tatsächlich, so muß die gleiche Erscheinung

1) Fig. 3 *B* zeigt einen Keimling, wie er innerhalb des festen Bodens aussieht. Beim Zeichnen wurde ein Druck auf ihn ausgeübt, der die gekennzeichnete Krümmung des aufrechten Schenkels verhinderte.

eintreten, wenn durch künstlichen Druck dem Stengel das Strecken erschwert wird. Ich schob über einen jungen (16 mm langen, 3,9 mm dicken), etiolierten Epikotyl, welcher noch um 180° nutierte, eine eben passende Glasröhre, die von der Zange eines Stativs festgehalten wurde. Dem Gipfel legte ich einen Kork auf, dessen untere Fläche der Keilform des Bogens des Epikotyls entsprechend eingekerbt war und der sich in der Röhre leicht bewegen ließ. Auf ihn drückte ein Stempel mit einem Tellerchen zum Auflegen von Gewichten. Durch die Zwischenschaltung des schmiegsamen Korks sollte Verletzung des Stengels vermieden werden. Der wachsende Epikotyl hatte also je nach den aufgelegten Gewichten eine gewisse Last emporzuheben. Um ein sofortiges Verbiegen der Pflanze zu vermeiden, wurde beim Beginn des Versuchs nur mit 100 g belastet. Nach einigen Stunden kamen weitere 200 g hinzu. Das Pflänzchen zeigte nach 24 Stunden keine oder sehr geringe Verlängerung, war aber beträchtlich in die Dicke gewachsen. Am darauffolgenden Tage war die Last von 300 g einige Millimeter in die Höhe gehoben, und fortan wuchs die Pflanze unter dem konstanten Druck weiter in die Länge, in allen Querschnitten eine gleichmäßige Dickenzunahme innehaltend. Erhöhte ich jetzt das Gewicht auf 500 g, so bog der Stengel aus und senkte sich allmählich unter stärkerem Verbiegen nach abwärts. Das Maß seiner Tragfähigkeit war überschritten. Der unter 300 g Druck von 1,6 cm auf 5,6 cm herangewachsene Epikotyl besaß einen mittleren Durchmesser von 6 mm, während der einer gleich langen etiolierten Vergleichspflanze höchstens 4 mm dick ist. Das Versuchsergebnis entsprach also den gehegten Erwartungen vollkommen, wonach es keinem Zweifel mehr unterliegt, daß an den abnormen Verdickungen[1]) im festen Boden der Druck desselben, der das Längenwachstum hemmt, einen wesentlichen Anteil hat.

Etwas unpräzis könnte man sagen, das Längenwachstum werde durch den Druck in Dickenwachstum übergeführt. Verwendet man einen längeren, unten bereits nicht mehr streckungsfähigen Epikotyl zum Versuch, so zeigt sich das starke Dickenwachstum nur oben in der Wachstumsregion, weshalb der Stengel hier also dicker ist als unten. An der Basis kann ebenfalls noch Dickenwachstum stattgefunden haben, oben ist es jedoch viel stärker gewesen, weil die Zellen auch noch fähig waren in die Länge zu wachsen. Ana-

1) Ähnliche abnorme Verdickungen beobachtete schon Hering (1896, S. 159 f., Fig. 4) an Stengeln von *Cucurbita Pepo*.

tomisch müßte sich das so ausdrücken, daß die Zellen mehr als normal in die Breite gewachsen, dafür aber kürzer geblieben wären. Man kann sich an Längsschnitten mikroskopisch davon überzeugen, daß dem tatsächlich so ist. Die Mark- und Rindenparenchymzellen sind sehr viel kürzer und breiter als diejenigen der etiolierten Stengel. Zellvermehrung findet nicht statt. Genau festzustellen, ob Modifikationen im Gefäßbündelsystem eintreten, muß ich weiterer Untersuchung überlassen. Nach meinen Beobachtungen werden mechanische Elemente nicht stärker ausgebildet. Die besprochene Erscheinung ist nichts anderes als ein besonderer Fall des „plastischen" Wachstums. Das Wachstum verläuft in der Längsrichtung viel rascher als in der Querrichtung. Deshalb macht sich der Widerstand des Bodens vornehmlich gegen das Längenwachstum geltend, und infolge der mechanischen Hemmung des letzteren treten korrelative Wirkungen ein, „als deren Erfolg sich in der wachsenden Region die Wachstumstätigkeit in einer jeden überhaupt möglichen Richtung in erhöhtem Grade geltend macht" (Pfeffer, 1893, S. 267), d. h. in unserem Falle, ein Teil des Längenwachstums wird in Dickenwachstum umgesetzt.

Für das Leben der Pflanze hat die Verdickung des Stengels wohl vorzüglich mechanische Bedeutung. Indem sie den wirksamen Querschnitt vergrößert, setzt sie den Stengel in den Stand, einen höheren Gesamtdruck auszuüben. Jedoch hat die Pflanze beim Fortwachsen in widerstandsfähigem Boden keinen Vorteil davon, da proportional der wirksamen Fläche der Außenwiderstand steigt. Nützlich kann sie insofern werden, als ein dickerer Stengel von höherer Druckkraft den Boden eventuell und in vielen Fällen tatsächlich zersprengt, was einem dünnen Stengel nicht gelingt. Der Außenwiderstand ist dann plötzlich stark herabgesetzt, und die Pflanze vermag in den Spalten leichter emporzuwachsen. Aus diesen Gründen kann das verstärkte Dickenwachstum als eine zweckmäßige Reaktion der Pflanze auf die Außenbedingungen angesehen werden.

Als Vergleichsobjekt zu *Vicia Faba* wählte ich *Phaseolus multiflorus*, welcher den Boden ebenfalls mit einem nutierenden Epikotyle durchbricht. Sein morphologisches Verhalten bei hoher Erdbedeckung entsprach vollkommen dem von *Faba*, insbesondere auch was das Schicksal der Blätter betrifft. Der Bogen des Epikotyls ist hier nicht dachig zugeschärft, sondern besitzt infolge der flachgedrückten Form des Stengels eine ziemlich breite Oberfläche.

Es ist eine Stütze für die oben geäußerte Ansicht über die Verschärfung des Keils bei *Vicia Faba* im festen Boden, daß ein Keil sich bei *Phaseolus multiflorus* unter den gleichen Verhältnissen in keinem Falle herausbildet, während die übrigen bei *Faba* geschilderten Formänderungen in völlig analoger Weise zutage treten.

Wenn die beiden untersuchten Pflanzen in ihrem Verhalten keine prinzipiellen Unterschiede zeigen, so ist das daraus verständlich, daß ihr Entwicklungsgang sehr ähnlich ist und das Erdreich rein mechanisch auf sie einwirkt. Sehr wesentlich verschieden von der Entwicklung dieser hypogäischen Keimer erscheint unter den Umständen, denen die Pflanzen in diesen Versuchen ausgesetzt werden, also vom rein mechanischen Standpunkte, die Entwicklung der Pflanzen, welche ihre Kotyledonen über den Boden befördern. Denn infolge der oft mächtigen Dimensionen der letzteren arbeitet die Pflanze von vornherein mit großen Widerstandsflächen gegen den Boden, wodurch die Leistungen bei hoher Erdbedeckung stark beeinträchtigt werden müssen. Es liegt nahe, zu einem Vergleich der beiden Keimungsweisen die nächste Verwandte von *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, zuerst heranzuziehen.

Phaseolus vulgaris.

Legt man die Samen flach horizontal im Boden aus, so kommen die Keimblätter wenig in die Lage zu hemmen. Beim Einsetzen des negativen Geotropismus in dem vertikal abwärts gedrungenen Abschnitt des Hypokotyls (vgl. Schütze, 1910) wird der horizontale Schenkel, der im Verhältnis zu dem anderer Keimpflanzen sehr lang ist, in schräge Richtung gedrückt, bis er schließlich senkrecht herabhängt. Jetzt müssen die Kotyledonen aufgerichtet und emporgezogen werden. Das Aussehen der Keimlinge auf diesem Stadium ist bekannt genug. Bei seichter (3—5 cm tiefer) Lage der Samen ist die Erddecke schon während jener Vorgänge aufgelockert worden und rasch durchbrochen.

Unter einer 30 cm hohen Erdschicht verlaufen die ersten Keimungsstadien genau wie bei seichter Lage der Samen. Jedoch müssen später die Kotyledonen von dem aufstrebenden Hypokotyl im Boden emporgezogen werden. Der Bogen, der im Dunkeln langsamer als am Licht verschwindet, bleibt hier erhalten und verengt sich nach Möglichkeit. Aber die Keimblätter, obschon dem aufrechten Schenkel des Hypokotyls dicht angeschmiegt, nehmen doch einen solchen Raum ein, daß unter ihnen ein Luftkanal von einer

Weite entsteht, wie er bei *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* nie zu beobachten ist. In ihm vermag der Hypokotyl auszubiegen, doch gestattet seine Dicke keine schraubigen Windungen, wie sie bei dünnstengligen Pflanzen vorkommen, sondern höchstens flache Verbiegungen. Die Dickenzunahme, von der die Hemmung des Längenwachstums des Hypokotyls begleitet ist und zu deren Realisierung es hier wie bei allen an großen Widerstandsflächen leidenden Pflanzen des festen Bodens nicht bedarf, ist unter diesen Umständen also vorteilhaft. Die verdickten Hypokotyle erreichen bei weitem nicht die Länge der etiolierten.

Wenn das Wachstum des hypokotylen Gliedes zu Ende geht, streben seine obersten Partien sich gerade zu strecken. Der Hypokotyl der etiolierten Pflanzen führt bei diesem Vorgang die Keimblätter unter einer Art Kreisbewegung in vertikale Stellung (Fig. 4 *A*). Der Boden wird diesen Vorgang natürlich in höchstem Maße behindern. Nicht nur drückt das jetzt dicker werdende gebogene Ende des hypokotylen Gliedes infolge des zur Geradestreckung benötigten einseitigen Wachstums mit großer Oberfläche gegen den Boden, auch die Kotyledonen sind im Bogen durch das Erdreich hindurch in vertikale Stellung zu bringen, wozu sich als dritter hemmender Faktor gesellt, daß in diesem Moment das 1. Internodium, invers gestellt, sich zu strecken beginnt. Wie Fig. 4 *B* zeigt, wird das angestrebte Ziel nicht erreicht. Das einseitig stärkere Wachstum des Stengels preßt die noch umgebogene Partie und die Keimblätter ein Stück schräg in den Boden, bis dieser nicht mehr nachgibt. Der Stengel ist nunmehr oben und unten fixiert, und, da er fortfährt zu wachsen, buchten die jetzt sehr dicken oberen Partien in großem Bogen seitlich aus, wobei ansehnliche Hohlräume im Boden entstehen. Die Sprödigkeit des

Fig. 4.

Stengelmaterials gestattet keine unbegrenzten Verbiegungen, weshalb beim Überschreiten einer gewissen Grenze der Hypokotyl unterhalb des Knotens der Keimblätter zerbricht. Es befinden sich jetzt zwei Bruchstücke der Pflanze im Boden. Das eine, der aufrechtstehende Hypokotylabschnitt, streckt sich weiter und dringt in den Boden ein, und es ist interessant zu sehen, daß der jetzige Zuwachs dünner ist als die übrigen Partien des Hypokotyls, ohne Zweifel, weil die viel kleinere Widerstandsfläche das Längenwachstum weniger hemmt. Das andere Bruchstück entwickelt sich gleichfalls weiter, und zwar streckt sich sowohl das kurze Ende des Hypokotyls ein wenig als auch das 1. Internodium. Dasselbe befindet sich in Inverslage, muß also, um Normalstellung zu erreichen, im Boden eine geotropische Krümmung ausführen. Beim Hervortreten aus den Kotyledonen stemmen sich die recht großen Blätter am Gipfel des Internodiums, die dessen geradlinige Fortsetzung bilden, gegen die Erde und geben dadurch Anlaß zu einer mechanisch bewirkten Nutation des Internodiums. Von der Beteiligung rein mechanischer Umstände bei ihrer Entstehung zeugt die Tatsache, daß die Krümmung im Boden nach verschiedenen Richtungen orientiert sein kann, während die Nutation des 1. Internodiums etiolierter Pflanzen — an Lichtpflanzen fehlt eine solche vollkommen — immer der Richtung nach als Fortsetzung der früheren Nutation des Hypokotyls erscheint. In manchen Fällen gelingt es dem 1. Internodium ziemlich rasch, die vertikale Lage zu erreichen, wie aus Fig. 4 *B* zu ersehen ist. Früher oder später müssen beide Bruchstücke natürlich absterben. Das aufrechte Stengelstück drang 10—15 cm hoch ein. 15 cm dürfte die Maximalhöhe sein, die die Pflanzen im Boden erreichen.

Stellt man dieser Leistung die von *Vicia Faba* oder von *Phaseolus multiflorus* gegenüber, wo 30 cm hohe Erdschichten in den allermeisten Fällen glatt bewältigt wurden, so fällt der Vergleich der hypo- und epigäischen Keimungsart entschieden zugunsten der ersteren aus. Doch gewinnen diese Differenzen nur unter abnormalen Verhältnissen so hohe Bedeutung, denn die Mehrzahl der Samen keimt in der Natur an der Erdoberfläche oder sehr wenig tief. Daher ist auch der naheliegende Schluß, die hypogäische Keimungsweise möchte sich bei den Pflanzen mit großen Keimblättern (wie auch *Aesculus*, *Quercus*, *Juglans* usw.) sekundär dadurch herausgebildet haben, daß der Hypokotyl infolge regelmäßiger Hemmung seines Längenwachstums oder gar Verletzung, wie bei

Phaseolus vulgaris, allmählich seine Streckungsfähigkeit einbüßte, sehr hypothetisch. Immerhin ist es interessant sich zu vergegenwärtigen, daß das obere Bruchstück bei *Phaseolus vulgaris* im Prinzip die Verhältnisse der hypogäischen Keimer wiedergibt, nur daß die Wurzeln fehlen. Daß es sich bei diesen Erörterungen aber um bloße Spekulationen handelt, erhellt daraus, daß gar nicht alle Pflanzen ihre großflächigen Keimblätter im Boden lassen. So *Lupinus albus*; und doch bestätigen die Tiefsaatversuche mit dieser Pflanze das oben abgegebene Urteil über die hypogäische Keimungsweise in vollem Maße.

Lupinus albus.

Angesichts der flachen Form des Samens erscheint als natürliche Ausgangslage der Keimung die, bei welcher die Breitseite horizontal liegt. Demgemäß wurden die Samen ausgelegt. Die Entwicklung beginnt mit einer positiv geotropischen Abwärtskrümmung von Wurzel und Hypokotyl. Bei einer Länge des letzteren von ca. 1,5 cm vollzieht sich in ihm der geotropische Stimmungswechsel (Schütze, 1910, S. 411), so daß von jetzt ab Aufwärtsdringen des Stengelgliedes zu erwarten wäre. Die Kotyledonen, in gequollenem Zustande außerordentlich groß, müßten hierbei aus ihrer horizontalen Lage einseitig aufgerichtet und in vertikale übergeführt werden, wobei die auf den Keimblättern lastende Erdsäule bis zu einem gewissen Grade emporzuheben und zu komprimieren wäre. Zur Bewältigung dieser Arbeit bedarf es wegen der Größe der Keimblätter eines sehr hohen Energieaufwandes seitens des Hypokotyls. Selbstverständlich kann dessen Druck nach oben nur wirksam werden, wenn seine Basis hinreichend versteift ist. Das trifft aber bei der Lupine nicht im geringsten zu. Weder entspringen der Hypokotylbasis wie bei *Phaseolus vulgaris* starke Seitenwurzeln, noch ist sie ja wie bei den hypogäischen Keimern durch die Kotyledonen verbreitert. Der wachsende Hypokotyl findet also oben ein schwer fortzuschiebendes Hemmnis. Es liegt gleichsam der umgekehrte Fall der häufig zu beobachtenden Erscheinung vor, daß die Keimwurzel eines oberflächlich ausgelegten Samens nicht in die Erde eindringt, sondern den Samen emporhebt, weil derselbe nicht genügend fixiert ist. Statt aufwärts zu dringen schiebt sich der Hypokotyl nach abwärts in den Boden. Da die Wurzel schon viel zu lang ist, als daß sie in toto in den Boden geschoben werden könnte, muß an irgend einer Stelle Ausbiegen stattfinden. Die dünn

auslaufende Hypokotylbasis schlägt unter Verbiegen des untersten Hypokotylabschnittes eine seitliche Richtung ein und zieht die Wurzelbasis mit. Die in der Wurzel hierbei entstehenden starken Spannungen müssen einen Punkt kommen lassen, von dem ab sie dem Druck bez. Zug des Hypokotyls nicht mehr nachgibt. Der letztere ist jetzt am oberen und unteren Ende festgelegt. Notwendigerweise ist weitere Längenzunahme von seitlichem Ausbuchten begleitet, welches in der Form geschieht, daß die bereits vorhandene basale Krümmung verstärkt wird und zwar nach und nach in ganz außerordentlicher Weise (Fig. 5 *A*). Der Hypokotyl kann so 5 cm, von der ursprünglichen Lage des Samens an gerechnet, nach abwärts dringen, also viel tiefer, als der positive Geotropismus ihn führt. Die Ausbildung des starken Bogens im Hypokotyl geht nicht vonstatten, ohne daß große Höhlen im Boden entstehen. Der Druck des oben und unten an der geradlinigen Verlängerung gehinderten Hypokotyls bleibt natürlich auf die Kotylen nicht ohne Einfluß, die unter Kompression der bedeckenden Erdschicht langsam aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben werden. Das eigentliche Durchbrechen, d. h. eine beständige Aufwärtsbewegung beginnt jedoch erst, wenn der untere Bogen groß genug geworden ist, um ein hinreichend starkes Widerlager, an dem es vorher fehlte, abzugeben und das hypokotyle Glied wegen zunehmender Dicke, eines Erfolges der Hemmung des Längenwachstums, nur noch wenig ausbiegt.

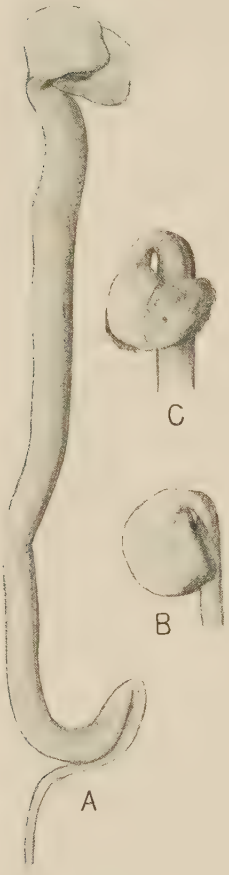

Fig. 5. *Lupinus albus*. *A* = in wenig widerstandsfähigem Boden herangewachsen. *B* = Gipfel eines jungen Keimlings in lockerem Boden bei flacher Aussaat. *C* = Gipfel eines älteren Keimlings in widerstandsfähigem Boden. Verkl.

Die geschilderten Vorgänge wurden an Keimlingen beobachtet, deren Samen 30 cm tief ausgelegt worden waren. Bei flacher (4 cm tiefer) Aussaat in lockerem Boden können sie nicht in die Erscheinung treten. Mag sich auch der Hypokotyl, nachdem seine geotropische Stimmung sich geändert

hat, noch in geringem Maße nach unten bewegen, so langt der nach oben wirksam werdende Druck doch bald hin, die wenig starke, nicht harte Erddecke zu zersprengen. Die großflächigen Keimblätter der Lupine dringen nie sauber ein, sondern zerklüften die Erddecke stark in größerer Ausdehnung.

Bei den tiefgekeimten Pflanzen reduziert der Widerstand der Erde die Fläche des Gipfels dadurch, daß er die Kotylen weit nach unten preßt und dem hypokotylen Gliede seitlich anschmiegt. Die Länge des umgebogenen Hypokotylstückes nimmt hierbei erheblich zu (Fig. 5 *B*, *C*). Die gleichaltrigen etiolierten Pflanzen zeigen die Kotyledonen bereits aufgerichtet und auseinandergebreitet. Zur Aufrichtung kommt es im Boden erst, wenn der Hypokotyl am Ende seines Wachstums angelangt ist; das Auseinanderbreiten verhindert der Boden größtenteils. Beim Eindringen dieser mechanisch recht ungünstig gebauten Keimlinge entsteht ein breiter Kanal im Boden, in dem sich die Stengel wegen ihrer Dicke jedoch nicht winden. Die Pflanzen drangen, vom unteren Bogen des Hypokotyls an gemessen, 14—18 cm hoch ein. Die Plumula kam nie zur Entwicklung, weil die Pflanzen bei der genannten Höhe, obwohl Nährstoffe noch vorhanden waren, durch Fäulnis, die zuerst die Keimblätter zum Abfallen brachte, zugrunde gingen.

Während keil- oder pfahlförmige Triebe wie *Faba*-Epikotyle und Graskeimlinge sich wesentlich in der Weise einbohren, daß sie die Erde zur Seite drängen, wobei der vertikale Druck eine Zunahme nicht erfährt, ist dieses der Fall bei *Lupinus*, *Phaseolus vulgaris* usw. Deren Eindringen in hohe Erdschichten muß wegen der Größe der vorangeschobenen Fläche zu einem guten Teile auf Kompression der den Gipfel belastenden Erdsäule beruhen, weshalb immer weiteres Vordringen den Keimstengel nicht nur nicht in zunehmendem Maße von dem auf ihn drückenden Gewichte befreit, sondern sogar die Widerstandskraft des Bodens erhöht. So gelangt schon im lockeren Boden, sobald seine Schicht einige Höhe hat, ein solcher Druck auf den Hypokotyl, daß er sich verdickt. Fester Boden gestattet Kompression nur in geringem Umfange. Ein wirkliches Eindringen der Pflanze in ihn schließt die große Fläche des Gipfels völlig aus. Allseitig an der Ausdehnung gehemmt, entwickelt der Hypokotyl nach und nach gerade wie eine Wurzel (vgl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893) einen immer stärkeren Druck gegen die feste Erddecke, bis von dieser eine Scholle, in Topfversuchen die ganze kreisrunde Decke, abgesprengt

wird. Gelangen mehrere Samen gleichzeitig zur Keimung, so ist dem einzelnen Keimling natürlich die Arbeit erleichtert. Die stark gekrümmten Hypokotyle heben nachher den ganzen Erdblock in die Höhe. Ein einzelner Keimling vermochte eine Erdschicht von gleicher Ausdehnung und Mächtigkeit, wie die von mehreren (5) Keimlingen abgesprengte, nicht loszureißen. Als ich ihn nach langer Versuchsdauer befreite, fand ich ihn fast genau horizontal im Boden steckend, der Hypokotyl hatte noch die Lage wie beim Beginn der Keimung inne. Es war ihm nicht gelungen, die horizontal liegenden Keimblätter empor ins Erdreich zu drücken, und er wuchs daher in der angegebenen Richtung weiter. Eine geringe geotropische Krümmung — gering wegen des Bodenwiderstandes — ist die Folge der Lage des Keimlings. Der Stengel erreichte nur die Länge von 4,5 cm, gewann aber dafür die enorme Dicke von 10 mm. (Das sind extreme Werte.) Die gleichaltrigen etiolierten Hypokotyle waren ca. 20 cm lang und 4,5 mm dick. Wie das Wachstum der Keimlinge beweist, wurde der feste Boden noch komprimiert, indessen reichte der durch den einen Keimling ausgewirkte Gesamtdruck nicht hin, auf die ganze ihn bedeckende Erdmasse übertragen, zur Absprengung derselben von der darunter befindlichen zu führen [1])

Durch die Vergrößerung des aktiven Querschnitts wird die absolute Druckhöhe gesteigert. Da sich bei der Lupine wie bei *Phaseolus vulgaris* die höhere Gesamtenergie auf die gleiche, ja infolge der Pressung vielleicht kleinere Fläche des Gipfels überträgt — der widerstandbietende Querschnitt, d. i. derjenige der Kotylen, wächst nicht wie bei *Vicia Faba* proportional dem wirksamen Querschnitt —, ist jetzt der einzelne Punkt des Gipfels in den Stand gesetzt, einen höheren Druck gegen den Boden auszuüben als bei unverdicktem Stengel. Die Verdickung ist auch insofern von Vorteil, als sie den Stengel weniger leicht ausbiegen läßt, wozu ja im lockeren Boden der Luftkanal Gelegenheit gibt.

Auch *Ricinus communis* befindet sich bei der Keimung im Besitze eines großen seitlichen Anhängsels, des Endosperms. Während aber Keimblätter von ihrem hypokotylen Gliede mit

1) Dem Verhalten des Hypokotyls gegenüber interessiert das der Wurzel, die in ebendenselben festen Boden fast genau senkrecht und nur soweit verbogen, als Hindernisse es bedingten, nach abwärts drang und nur sehr wenig an Dicke gewann. Ihre Form macht sie auch ungleich geschickter für die zu bewältigende Arbeit.

hochgetragen werden müssen, weil sie mit ihm verwachsen sind, braucht gleiches mit dem Nährgewebe, das den Keimblättern nur innig angeschmiegt ist, nicht der Fall zu sein. In der Tat bleibt es bei hoher Erdbedeckung in der Tiefe liegen, der Hypokotyl zieht die Keimblätter aus ihm heraus, sowie der Boden dem Eindringen des mächtigen Gebildes Schwierigkeiten bereitet. Die kräftigen und gut versteiften Hypokotyle, deren Gipfel nach der Befreiung vom Endosperm eine relativ geringe Oberfläche besitzt — die Keimblätter sind dünn und legen sich in dem auch hier entstehenden engen Kanal in Falten —, bohren sich in lockeren Boden sehr schön gerade ein und bewältigen Schichten von 30 cm Höhe spielend. Die Pflanzen setzen nachher ihre Entwicklung fort. In einer 90 cm hohen Erdschicht durchmaßen sie 45 cm, und zwar wurde die Arbeit von dem Hypokotyle allein vollbracht, denn die Plumula kam nicht zur Entwicklung.

Ähnliche Leistungen konstatiert man an anderen epigäischen Keimern, deren Kotyledonen nicht zu groß sind. Der Hypokotyl von *Helianthus annuus* z. B. erlangte in einer 30 cm hohen Schicht 23 cm Höhe.

In den bisher beschriebenen Fällen standen den Pflanzen bei der Keimung nicht nur beträchtliche Nährstoffvorräte zur Verfügung, sie zeichneten sich auch — man darf wohl sagen dieserhalb — durch kräftige und daher ohne weiteres leistungsfähige Stengelglieder aus. Deshalb entsteht die Frage, wie sich Pflanzen mit geringen Vorräten und dünnem Keimstengel bei Tiefsaat bewähren werden. Ich wählte als Objekt

Brassica napus,

deren Habitus auf Keimlingsstadium bekannt ist. Die im Vergleich zu dem dünnen Hypokotyle sehr großen Keimblätter werden infolge der Nutation des ersteren rückwärts emporgezogen. Ist damit ein Stauen derselben gegen die Erde auch vermieden, so besitzt der eindringende Gipfel des Keimlings doch eine derartige Oberfläche, daß er im lockeren Boden einen weiten Kanal hinterläßt. Der Hypokotyl hätte daher nach oben Druck auszuüben, ohne seitlich gestützt zu sein. Seine geringe Dicke läßt das nicht zu. Er biegt aus, gelangt an einzelnen Stellen mit der Wand des Kanals in Berührung und gewinnt sich dadurch seitliche Stützpunkte, allerdings auf Kosten der erreichbaren Höhe. Allmählich bildet der Stengel

in der Erdröhre eine langgezogene Schraube. Die Pflänzchen dringen nun solange ein, als ihr Nährstoffvorrat es gestattet, in meinen Versuchen in eine 15 cm hohe Erdschicht 9 cm weit. Nachdem das Wachstum des Hypokotyls erloschen ist, kann die Nutation, wie es auch bei *Helianthus annuus* der Fall ist, noch auf den Stiel des nach oben gelegenen Keimblattes, der länger ist als der des unteren, übergehen. Er dringt ein Geringes mit herabgebogener Lamina ein. Die Pflänzchen sterben dann ab. Etiolierte Pflanzen, deren Nutation übrigens langsam verschwindet, wonach ihr Persistieren im Boden auf dessen Widerstand gegen das Aufkrümmen beruht, erreichen im Durchschnitt eine Maximallänge von 15 cm, worauf ebenfalls der Tod infolge Erschöpfung der Nährstoffe eintritt. Wenn die Pflanzen in der Erde kürzer bleiben, so hat das seinen Grund in einer gewissen Dickenzunahme des Keimstengels.

Ganz außerordentliche Verdickungen beobachtet man an Pflanzen aus festem Boden. Daß die zarten Keimlinge sich hier bedeutenden Formänderungen unterziehen, entspricht der Unmöglichkeit sich vorzustellen, wie das Einbohren mit dem großen, breiten Gipfel und dem dünnen Stengel vor sich gehen sollte. Erstlich wächst also der Hypokotyl auf Kosten seiner Länge ganz enorm in die Dicke; sein Durchmesser, bei etiolierten Pflanzen 0,6—0,9 mm, wird hier auf 1,7—2,0 mm befunden. Ferner wird das dünnbleibende, umgebogene Hypokotylende mit den Kotyledonen dem aufrechten verdickten Schenkel innig angeschmiegt, so daß ein Kanal nicht mehr entsteht. Das Verhältnis von wirksamem Querschnitt und widerstandbietender Fläche ist jetzt für die Pflanze viel günstiger geworden. Die Hypokotyle sind nach den verschiedensten Richtungen stark gekrümmt. Die erreichte Höhe betrug ca. 6 cm; infolge der Krümmungen sind die Pflanzen natürlich etwas länger. In manchen Fällen dringen die Keimlinge allerdings gar nicht in den festen Boden ein. Wenn dieser zuviel Widerstand bietet, gelingt es dem Hypokotyle nicht, die großen Keimblätter in ihn einzupressen. Er windet sich dann in der Umgebung derselben hin und her.

Die in hohen und festen Erdschichten erzielten Leistungen sind angesichts der Zartheit der Pflänzchen als relativ ansehnliche zu betrachten. Sie beweisen, daß die Pflanzen durchaus nicht verloren sein müssen, wenn außergewöhnlich ungünstige Verhältnisse an sie herantreten. Doch sinken natürlich die Leistungen mit abnehmender Größe der Keimpflänzchen, so daß nach Wollny (1884, S. 33) von dem sehr kleinsamigen Rotklee *(Trifolium pratense)*,

der aus 2,5 cm Tiefe 96 % der ausgesäten Samen auflaufen ließ, aus 5 cm nur noch 8 % und aus 7,5 cm kein Same mehr Keimstengel an die Oberfläche brachte.

Die Faktoren, die seitens der Keimlinge für das Eindringen maßgebend sind, werden durch die bisherigen Beispiele hinreichend gekennzeichnet. Grundbedingung für größere Leistungen sind gewisse Nährstoffreserven. Das weitere hängt im wesentlichen von der Beschaffenheit des Gipfels der Pflanze ab. Im übrigen verhalten sich die dikotylen Keimlinge bei abnormer Höhe der Erdbedeckung sehr gleichförmig. Denn ihr Entwicklungsgang besteht doch in der Hauptsache überall in Streckung der Internodien und Entfaltung der seitlichen Organe, und die Beeinflussung derselben durch den Boden ist eine rein mechanische. Weitere Schilderungen des Eindringens dikotyler Keimlinge in hohe Erdschichten würden wesentlich Neues nicht bringen. Deshalb gehe ich jetzt zu perennierenden Pflanzen über. Das folgende Beispiel reiht sich, was die Herstellung einer zweckdienlichen „Spitze" betrifft, den bisherigen an.

Triebe aus den Knollen von *Solanum tuberosum*.

Während bei *Vicia Faba* die Krümmung des Epikotyls bereits im Samen vorgebildet ist, sind die eben sich streckenden „Augen" der Kartoffelknolle gerade. Wenn also 10 mm lange Sprößchen im Boden gekrümmt sind, entsprechende etiolierte Triebe aber nicht, so ist die Ursache der Biegung der Widerstand, den der Boden dem Voranschieben des Sproßgipfels, der infolge der Behaarung und Fiederung der Blätter ziemlich rauh ist, entgegensetzt. Der Stengel schafft sich eine bessere „Spitze", indem er seitlich ausbiegt und durch einseitig stärkeres Wachstum den Bogen herstellt. Nebenbei bemerkt tritt an etwas älteren, etiolierten Trieben spontan eine Nutation des Gipfels auf, die aber nie den Grad wie im Boden erreicht. Die Pflanzen verhalten sich im übrigen ganz wie *Vicia Faba*, speziell auch was die Blätter betrifft. Diese, im Dunkeln sehr klein bleibend, sind die einzigen Hemmnisse, die den Stengel am eigenen Körper im Strecken beeinflussen; Seitenäste werden nicht gebildet[1]). Da nun Nährstoffe

1) Solche hemmen natürlich auch nur dann, wenn sie sich zu einer Zeit entwickeln, wo der Hauptstamm noch unter ihrer Ursprungsstelle wachstumsfähig ist, und das dürfte meist nicht der Fall sein.

in der Knolle in Menge gespeichert sind, ist es nicht überraschend, wenn die Pflanzen durch 75 cm hohe Erdschichten hindurchdringen und sich am Licht weiter entwickeln (Fig. 6). Die Länge der sehr zahlreichen Stengelglieder ist geringer als diejenige der etiolierten, sie nimmt ab mit steigender Festigkeit des Bodens. Dafür erfährt die Dicke eine beträchtliche Zunahme und zwar auffälligerweise oben mehr als unten (Fig. 6). Die über dem Boden am Licht zuwachsenden Internodien werden sofort dünner. Das Ansteigen des Außenwiderstandes infolge Größerwerdens der Blätter scheint mir als Erklärung für die sehr viel größere Dicke der oberen Stengelglieder allein nicht auszureichen. Wenn es gestattet ist, eine durch Experimente nicht gestützte Vermutung auszusprechen, so hängt die Reaktion der höheren Stengelglieder auf Behinderung des Längenwachstums mit soviel stärkerem Dickenwachstum als die unteren damit zusammen, daß Berührung mit dem Boden, also Ausüben stärkeren Druckes für sie etwas ganz Abnormales ist. — Die in meinen Versuchen bewältigten Erdschichten von 75 cm Höhe stellen keine Maximalleistungen dar. Nach Wollny (1884, S. 20 f.) wurden solche von 85 cm durchbrochen. Die betreffenden Sprosse erreichten am Licht eine Länge von 16—41 cm, während die grünen Laubsprosse von flach ausgelegten Knollen 67—87 cm lang wurden. Bezüglich der Stolonenbildung und Knollenerträge der aus großer Tiefe aufgelaufenen Pflanzen verweise ich auf die Arbeit des genannten Autors.

Fig. 6.

Blätter.

Gekrümmt durchbrechen auch Blätter zumeist den Boden, mögen die etiolierten Organe nutieren oder nicht. Die Spreite ist

trotz Rollung oder Faltung nicht fest genug, um beim Eingeschobenwerden in den Boden ihre Form zu bewahren; sie weicht leicht von der durch den Stiel gegebenen Achse seitlich ab, am Blattgrund, der Übergangsstelle von dem festeren Stiel zu der weniger festen Spreite und Rippe, bildet sich dann eine Biegung heraus, die sich im weiteren Verlaufe verstärkt, und schließlich wird die Spreite, völlig invers gestellt, rückwärts aus dem Boden emporgezogen, als nutierte der Stiel (Fig. 7)[1]). Die Arbeitsweise der Blätter bez. Blattstiele unterscheidet sich im übrigen von derjenigen nutierender Stengel in keiner Weise. Bei *Geranium pratense* habe ich an den grundständigen Blättern konstatiert, daß die Hemmung des Längenwachstums durch den Boden auch den Blattstiel zu kräftigem Dickenwachstum anregt. Die Stiele dringen ferner in die Erde senkrecht ein, während sie sich am Licht in Luft schräg nach außen wenden und eine breite Rosette bilden. Bei *Sanguisorba canadensis* und *Aegopodium Podagraria* liegen nach Massart (1903, S. 174) die Verhältnisse ähnlich, und hier kommt das vertikale Emporwachsen der Blattstiele in die Erde dadurch zustande, daß das autonome Auswärtsbiegen der Blätter bez. Blattstiele, durch das sie vom vertikalen Stamm resp. der Lotlinie entfernt werden, im Dunkeln sehr geschwächt wird und der negative Geotropismus mehr zur Wirkung gelangt. In ganz gleicher Weise dürfte das Verhalten der *Geranium*-Blätter zu erklären sein.

Fig. 7.

Während bei *Geranium* auch die etiolierten Blattstiele die Spreite durch eine Nutation herabbiegen, ist dieses nicht der Fall bei *Ficaria verna*. Die Spreite des einen Blattes der verschütteten Pflanze in Fig. 1 (rechts) wurde also zwangsweise herabgebogen.

---

1) Das Blatt von *Arum italicum* nutiert unter normalen Verhältnissen nicht, die gerollte Lamina steht vielmehr genau in der Verlängerung des Blattstiels. Das in Fig. 7 abgebildete Blatt hatte abnormalerweise in eine höhere Erdschicht eindringen müssen. Die Figur zeigt ein mittleres Stadium des mechanischen Biegungsprozesses.

Man kann auch in Fig. 1 (rechts) ein kurzes Blättchen erkennen, dessen kleine gerollte Lamina aufrecht steht. Es ist soeben aus der Scheide des längeren Blattes hervorgetreten und war dessen Stiel im Boden innig angeschmiegt. Bei weiterer Entwicklung wäre seine Spreite sicherlich noch verbogen und herabgedrückt worden. Die Fig. 1 macht die Bedeutung des Etiolements recht anschaulich. Der Lichtmangel im Boden ließ die Blattstiele stark in die Länge wachsen, so daß das eine Blatt das Licht erreichte. Die Spreiten blieben klein und gerollt, wodurch die Widerstandsflächen sehr vermindert wurden. Ferner wuchsen die Blätter im Boden vertikal in die Höhe, anstatt sich wie im Licht schräg nach außen zu wenden.

Alle bisher behandelten Pflanzen schufen sich eine günstige „Spitze“ dadurch, daß sie ihren mechanisch unvorteilhaften Gipfel mittels einer Krümmung des Stengelendes nach abwärts kehrten und ein glattes Bogenstück voranschoben. Nun ist gewiß nicht der nutierende Stengel, sondern der aufrechte Sproß der primäre Typ. Wir haben jenen vorangestellt, weil er bei Keimpflanzen der verbreitetste ist. Die Nutation, die doch mechanisch erzwungen werden kann, bleibt immer dann aus, wenn der Querdurchmesser der jüngsten Stengelglieder im Verhältnis zur Fläche des Gipfels zu groß ist. Derartige Triebe lassen ihren Gipfel nicht umbiegen, sondern dringen aufrecht in den Boden und bedürfen daher zum Schutze ihres Vegetationspunktes besonderer Vorrichtungen, bezüglich derer ich auf die Arbeiten von Areschoug und Massart verweise. Die verbreitetste Art dieses Schutzes ist die dachziegelartige Überdeckung des Sproßgipfels durch schuppige Blätter. Im Prinzip gehören auch die Pflanzen mit gegenständigen Blättern hierher. In welcher Weise diese Blätter, die nur in der Zweizahl vorhanden und nie sehr weitgehend reduziert sind, der Aufgabe, mechanische Spitze und Schutzorgane für die zarten Bildungen am Sproßscheitel abzugeben, gerecht werden, soll an *Dahlia variabilis* gezeigt werden.

Dahlia variabilis.

Die jungen Dahlientriebe sind krautiger Beschaffenheit und wie Meißel geformt. Ihre gegenständigen Blätter, die eine so wichtige Aufgabe zu erfüllen haben, sind ganz klein und auf den Stiel reduziert. Betrachten wir das Paar, welches eben den Gipfel

einnimmt, so sehen wir die Stiele senkrecht stehen und sich mit den Spitzen berühren. Auf der dem Stengel zugewendeten Seite rinnig vertieft, schließen sie einen Hohlraum ein, der von dem übrigen jungen Triebe erfüllt wird. Streckt sich das über dem betreffenden Blattstielpaar bez. Knoten befindliche, anfangs von jenem umschlossene Internodium, so weichen die beiden Stiele auseinander, und das übernächste und alle höheren unentwickelten Internodien sind jetzt vom folgenden, senkrecht zur Ebene des vorigen angeordneten Paare umschlossen usf., so daß immer die eng zusammengeschmiegten, später durch die ineinander geflochtenen Spreiten noch inniger verbundenen Stielspitzen vorangeschoben werden. Worauf beruht nun die Vertikalstellung der Blattstiele, die man doch sonst schräg vom Stengel abstehen zu sehen gewöhnt ist? Daß die Dunkelheit die Vertikalstellung begünstigt, geht daraus hervor, daß die Blattstiele etiolierter Pflanzen niemals so schräg zum Stengel orientiert sind wie diejenigen der Lichtpflanzen. Gleichwohl ist sie nicht alleiniger Faktor, denn am Gipfel der Lichtpflanzen stehen die jungen Stiele ebenfalls senkrecht. Die Vertikalstellung ist somit eine Jugenderscheinung und aus der Art und Weise zu erklären, wie die Blätter am Vegetationspunkte angelegt werden. Das Licht beschleunigt das Schrägrichten. Übrigens sind die Spreiten am Gipfel der Lichtpflanzen schon ziemlich groß, während sie im Dunkeln, auch später, sehr klein bleiben. Für das Durchbrechen ist das natürlich von Vorteil.

Fig. 8.

Die in Fig. 8 abgebildeten Triebe haben in dem hohen Holzkasten eine Erdschicht von $^3/_4$ m Höhe durchdrungen. An ihnen

fällt die Kürze und große Dicke der Internodien auf, wenn man sie mit denen etiolierter Pflanzen vergleicht. Diese Gestaltsveränderung der Stengelglieder ist selbstverständlich auf die mechanische Hemmung des Längenwachstums durch den Boden zurückzuführen. Übrigens sind die unteren Internodien etwas dünner als die oberen. Was die einzigen lateralen Bildungen, die Blätter, betrifft, so lassen sie die Folgen der von ihnen erfüllten Funktion nachträglich daran erkennen, daß ihre Spreiten arg zerrieben, ja ganz geschwunden sind. Beim Wegräumen der Erde findet man die Stiele nicht dem Stengel anliegend, sondern schräg aufwärts in den Boden gedrungen. Bei den Blattstielen in Luft kommt die Schrägstellung durch stärkeres Wachstum der Innenseite des Stiels und einfaches Auswärtswenden zustande. Das letztere gestattet der Boden, welcher der ganzen Außenfläche des Stiels anlagert, keinesfalls. Vielmehr ist die Stellung der Stiele im Erdreich folgendermaßen entstanden: Sowie sie von dem über ihrem Knoten stehenden sich streckenden Internodium auseinandergedrückt werden, bietet sich der Erde Gelegenheit, sich zwischen Stengel und Blattstiel einzudrängen. Schon hierdurch wird eine gewisse Schrägstellung erzielt. Indem nun das unter den Stielen gelegene Internodium sich noch ein wenig streckt, werden sie weiter passiv schräg nach oben in den Boden geschoben. Das eigene Wachstum führt sie dann noch tiefer hinein. — Das Eindringen der Sprosse in die hohen Erdschichten geht im großen und ganzen senkrecht vonstatten. (In Fig. 8 sind sie etwas auseinandergelegt.) Mechanisch wirken sie im Prinzip wie Wurzeln. Adventivwurzeln längs der Knoten wie bei *Solanum* wurden nicht gebildet. Pflanzen aus sehr widerstandsfähigem Boden zeichnen sich durch ganz außerordentliche Kürze und besondere Dicke ihrer Stengelglieder aus, die auch nicht genau senkrecht aufeinanderstehen und infolgedessen den Stiel mehr oder weniger zickzackförmig gestaltet erscheinen lassen. Von den Blattstielen bleiben hier nur Stummel erhalten.

Fragt man sich, was den Dahliensprossen das gute Eindringen ins Erdreich ermöglichte, so sind das zunächst ganz zweifellos die reichen, auch bei Lichtabschluß zur Verfügung stehenden Nahrungsmengen, die in den Knollen angehäuft sind. Dann aber ist es vor allem die relativ geringe Oberfläche der eindringenden Spitze, die ihrerseits von der Vertikalstellung der Blattstiele sowie dem Kleinbleiben der Spreiten infolge Etiolements herrührt. Als weiterer Vorteil ist zu beachten das Fehlen von Seitenzweigen, in deren

Achseln sich bei ihrer passiven Vorwärtsbewegung durch das darunter befindliche wachsende Stengelglied der Hauptachse die Erde staute, wodurch umgekehrt das Stengelglied am Strecken gehemmt würde. Allerdings findet das gleiche mit den Blattstielen statt, jedoch erst zu einer Zeit, wo das Internodium seine Wachstumstätigkeit in der Hauptsache zu Ende geführt hat. Schließlich ist als sehr wesentlicher Ursache der Kürze der wachsenden Region und ihrer geringen Entfernung von der eindringenden Spitze zu gedenken. Angesichts der günstigen Beschaffenheit der letzteren ist ein präzises Eindringen hiernach sicher verbürgt. Die Wichtigkeit des letztgenannten Punktes erhellt, wenn man sich vorstellt, die Internodien und Blätter würden nicht von einem apikalen, sondern einem basalen Vegetationspunkt gebildet. Dann würden also die Sprosse, wie Fig. 8 sie zeigt, von einer Kraft vorwärts getrieben, die in der Nähe der Knolle wirkte. Die Pflanzen könnten unter solchen Umständen unmöglich die Leistungen vollbringen, die sie tatsächlich vollbracht haben.

Humulus Lupulus.

Das Eindringen in höhere Erdschichten geht mit herabgebogenem Gipfel vonstatten. Zunächst allerdings bohrt sich der zarte, wie eine Wurzel geformte Trieb 1 – 3 cm weit aufrecht ein. Zu dieser Zeit sind die Internodien noch kurz und ihrer ganzen Länge nach von Nebenblättern umringt und gestützt, die in den basalen Regionen der Sprosse zu einer kurzen, oben offenen Röhre verwachsen sind. Später biegt das jüngste sich streckende Internodium aus und läßt den Gipfel nach abwärts drücken, weil es sehr wenig steif ist und einen kleineren Querschnitt besitzt als dieser, also relativ stark am Strecken gehemmt wird und doch nicht, infolge Entstehung eines feinen Kanals, seitlich gestützt ist. Daß der Bogen durch mechanischen Zwang entsteht, geht daraus hervor, daß entsprechend alte, 4 cm lange etiolierte Triebe eine Nutation des Gipfels vollständig vermissen lassen oder ihn nur ganz minimal von der Lotlinie abweichend zeigen. Dasselbe gilt von älteren Sprossen.

Über eine Freilandpflanze wurde vermittels einer Tonröhre eine 55 cm hohe Erdschicht gebracht. Die Sprosse drangen durch sie hindurch und entwickelten sich am Licht weiter. Ich war von diesem Ergebnis sehr überrascht. Schienen doch die Triebe mit ihren langen dünnen Internodien zu derartigen Leistungen durchaus nicht befähigt zu sein. In der Tat ist der Habitus der Pflanzen

ganz wesentlich verändert, so, daß die vollbrachten Leistungen verständlich sind (Fig. 9). An Stelle langer und dünner Internodien sieht man kurze und dicke. Es beeinträchtigt hier ein verhältnismäßig geringer Widerstand — der eindringende Bogen besitzt eine kleine Oberfläche, und der Boden war locker — das Längenwachstum sehr stark, wodurch korrelativ das Dickenwachstum in entsprechendem Maße gefördert wird. Ans Licht gelangt, setzen die Triebe die Dicke ihrer Stengelglieder sofort herab. Die Blattstiele stehen, sofern sie nicht abgestorben sind, schräg in der Erde. Die infolge Etiolements sehr klein gebliebenen Spreiten sind herabgebogen. An etiolierten Pflanzen stehen die ganz jugendlichen Blätter völlig aufrecht im Schutze der Nebenblätter, deren Ränder sich über sie hinweglegen. Der Stiel streckt sich dann, biegt die Spreite aber nicht durch Nutation nach abwärts. Mit der Zeit wendet er sich ein wenig nach außen, jedoch niemals soweit, wie er es am Licht tun würde. Die Herabbeugung der Spreite erfolgt nach dem Gesagten mechanisch und zwar bereits in dem Moment, wo das unter dem Blatt befindliche Internodium sich geradestreckt, ganz wie bei den Blättern von *Vicia Faba*. Der Blattstiel ist zu dieser Zeit noch ganz kurz. Das gleiche Schicksal wie den Spreiten widerfährt den Nebenblättchen. Wenn das Internodium sich ausgestreckt hat, führt das Wachstum des Blattstiels die herabgebogene Spreite schräg aufwärts in den Boden. Die Widerhaken, die der normalen windenden Pflanze an der erfaßten Stütze einen festeren Halt gewähren, werden im Boden wie bei grünen und etiolierten Pflanzen ausgebildet. Sie müssen den Stengel im Erdreich ja am Strecken behindern. Wenn man daher erwartet hatte, daß ihre Ausbildung im Boden etwa infolge Kontaktreizung unterbleiben würde, so sieht

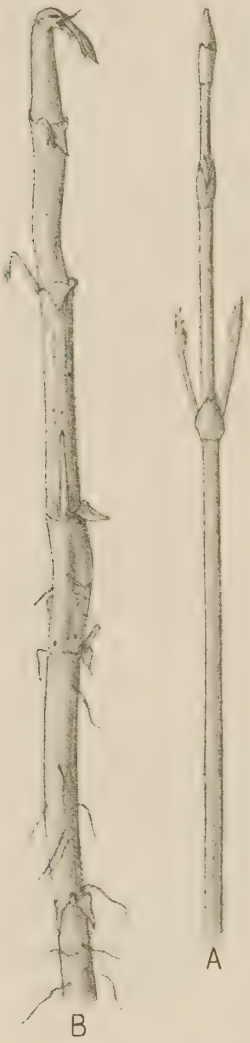

Fig. 9. *Humulus Lupulus*. *A* = etiolierter, *B* = in hoher Erdschicht erwachsener Sproß. Verkl.

man sich also getäuscht. Es ist aber zu bedenken, daß die Erhärtung der Haken erst auf gewisser Altersstufe erfolgt, zu einer Zeit, wo das betreffende Internodium sein Wachstum bereits eingestellt hat, und im Dunkeln scheinen sie überhaupt etwas kleiner und weicher zu bleiben. Die durch sie bewirkte Hemmung kann also nicht übermäßig sein. Übrigens werden Widerhaken auch an der Basis der Sprosse, die normalerweise mit dem Erdboden in Berührung kommen kann, ausgebildet. Dem Stengel entspringen allerorts reichlich Adventivwurzeln.

Die Umwandlung der langen, dünnen, windenden Stengelglieder in kurze, dicke, (zum Winden jedenfalls wenig befähigte) ist eine interessante, unmittelbar bewirkte Anpassung an die veränderten Außenbedingungen. Die große Ausdehnung der wachsenden Zone, die bei Hemmung der Verlängerung die Gefahr des Ausbiegens erhöht, läßt das normale, wenig steife Stengelglied zu einem präzisen Eindringen in ein Widerstand bietendes Medium nicht sehr geeignet erscheinen, um so weniger als mehrere Internodien sich gleichzeitig strecken. Dagegen bezeugt das Versuchsergebnis, daß die Stengelglieder infolge ihrer Verkürzung, die natürlich auch von einer Verkürzung der wachsenden Region begleitet ist, und ihrer Verdickung, die das Ausbiegen des weiteren erschwert, den an sie gestellten Anforderungen jetzt vollständig gewachsen sind.

Die Leistungsfähigkeit muß beeinträchtigt werden durch das Hohlwerden der Stengel. Doch scheint sich dasselbe durch den allseitigen Druck im Boden zu vermindern. Die Triebe wiesen statt eines rundlichen Hohlraums nur radiale Spalten im Mark auf. — Einen geringeren Durchmesser als bei etiolierten Sprossen besaß die Markhöhle der Triebe von *Polygonum sachalinense*, die eine 40 cm hohe Erdschicht durchdrungen hatten. Für die Allgemeingültigkeit dieser Beobachtungen, die einer Nachprüfung bedürfen, weil sie nur an der geringen Anzahl von Sprossen gemacht sind, die sich in einer Tonröhre entwickelt hatten, spricht, daß die untersten Internodien, die normalerweise in die Lage kommen können, Druck ausüben zu müssen, sich weniger höhlen als die oberen Internodien.

In den bisherigen Beispielen haben wir spezielle Organe für das Durchbrechen nicht angetroffen. Es läßt sich vermuten, daß Pflanzen, die solche Organe bilden, abnormalen Verhältnissen wenig gewachsen sein werden. Denn diese Organe dürften deshalb ent-

wickelt werden, weil dem umhüllten Sproß mechanische Eigenschaften, wie sie zum Eindringen in den Boden erforderlich sind, abgehen oder weil das Eindringen in die Erde mit großen Schädigungen für ihn verbunden wäre, (womit nicht gesagt sein soll, daß jene spezialisierten Organe nicht noch andere als mechanische Funktionen erfüllten).

Sehr verbreitet ist die Bildung schuppiger Niederblätter, die den Sproß in sich bergen und ihn durch eigenes und ihrer Internodien Wachstum ans Licht befördern. So liegen die Verhältnisse bei

Paeonia officinalis,

deren junge Triebe im Garten eine etwa 5 cm hohe Erdschicht zu durchdringen haben. Sie sind spitzknospenförmig gestaltet, indem die ersten 4—5 wechselständigen, dicht gedrängten Blätter als pergamentartige Schuppen ausgebildet sind, deren Größe von unten nach oben zunimmt. Der eigentliche, Laubblätter und Blüte tragende Sproß ist völlig von ihnen umhüllt und kommt mit dem Boden kaum in Berührung. Denn die obersten Knospenschuppen werden lang genug, um ihre Spitzen über die Erdoberfläche zu erheben. Die Internodien der Schuppen strecken sich dabei nur wenig. Immerhin wird dadurch bewirkt, daß die Schuppen, welche anfangs dicht aufeinandersitzen und quasi ineinandergeschachtelt sind, sukzessive auseinander gleiten, wobei die Ränder jeder unteren von der nächst oberen auseinandergedrückt werden. Lange kann man im Winter und zeitigen Frühjahr die Spitze der obersten und längsten Schuppe aus dem Boden hervorragen sehen. Sie wird von dem aus Blattspreiten bestehenden aufrechten Gipfel des umhüllten Sprosses auseinandergetrieben, wenn die steigende Temperatur ihn zum Strecken veranlaßt. Der Sproß entwickelt sich nun in Luft weiter und erreicht am Licht mächtige Dimensionen in der Breite durch die großen Blätter mit äußerst kräftigen Blattstielen. Im Dunkeln bleiben die Spreiten zwar klein, die Blattstiele jedoch geben auch hier den Stengelgliedern an Dicke wenig nach und übertreffen sie an Länge. Diese Stiele sind es, die die Pflanzen in hohe Erdschichten äußerst schwierig eindringen lassen. Ich verzichte auf eine Schilderung des Hergangs des Eindringens, weil eine solche mangels direkter Beobachtung angesichts des komplizierten Habitus der Pflanzen mit zuviel Unsicherheiten behaftet sein würde. Jedenfalls gewähren die aus der Röhre befreiten Pflanzen einen ganz bizarren Anblick: Die unteren Inter-

nodien und Blattstiele sind aufs ärgste verbogen, die oberen samt der Blüte nach abwärts statt aufwärts in den Boden gedrungen, offenbar erst rein mechanisch in die dazu nötige Inversstellung gebracht, die Stengel weisen an den Stellen stärkster Biegung Längssprünge auf usf. Die Pflanzen erreichten die immerhin ansehnliche Höhe von 28 cm (im Maximum) allein durch die robuste Kraft der dicken Stengelglieder, die auch einen hohen Widerstand bewältigt. Der Widerstand rührt, wie gesagt, vornehmlich von den seitlichen Organen, den Blättern, her, in deren Spreiten und Stielachseln sich bei ihrer passiven Vorwärtsbewegung die Erde staut. Daher resultieren die Verbiegungen der unteren und die Inversstellung der oberen Internodien und Blätter.

Fig. 10.

Schutzeinrichtungen sind auch meist dort anzutreffen, wo Blütensprosse über den Boden geschafft werden müssen; denn Blüten sind in der Regel gegen äußere Unbilden besonders empfindlich. In ganz ähnlicher Weise wie *Paeonia* ihre Sprosse bringt *Petasites spurius* (Fig. 10) seine Blütenstände, später auch die Laubsprosse ans Licht. Außen lederartige, innen schwammige lange Niederblätter hüllen sie ein und befördern sie nach oben, indem ihre Internodien sich sukzessive strecken. Ein Versuch mit hoher Erdbedeckung mißglückte leider, weil die unterirdischen Triebe unter der übergestülpten Tonröhre hinwegwuchsen, nicht in sie eindrangen. Indes erlaubt die Tatsache, daß die Blütenstände beim normalen Durchbrechen durch besondere Organe vor der Berührung mit dem Boden bewahrt werden, den Schluß, daß ihr Eindringen in Erde ähnlich schlecht ablaufen werde wie das der Hyazinthenblütensprosse, das wir noch kennen lernen werden.

Lathraea squamaria

fehlen spezielle Schutzorgane, es sind hier tatsächlich die Blütenstände selbst, welche ins Erdreich eindringen. Zur Feststellung

ihrer Leistungsfähigkeit hohen Erdschichten gegenüber bedarf es gar nicht künstlicher Versuche, weil die Blütensprosse sich im Freien häufig aus Tiefen von 15—20 cm, in welchen der schuppenbesetzte Stamm sich befindet, hervorarbeiten müssen. Der Blütenstiel schiebt seine Blütentraube nicht aufrecht in das Erdreich — das würde ohne starke, rein mechanisch erfolgende Schädigung der Einzelblüten keinesfalls abgehen, obschon diese den Verhältnissen des Erdreichs, speziell der Feuchtigkeit desselben, sicherlich besser angepaßt sind als die von *Petasites* und der noch zu besprechenden Hyazinthe —, sondern biegt sie, nutierend wie die Keimlinge, nach abwärts; die am Ende des Sprosses dicht gedrängten Blüten werden alle nach einer Seite gewendet, und das Stengelstück, das sie trägt, rollt sich ein. Die Blüten sind ferner durch je ein Deckblatt geschützt, das sich über sie hinweglegt. Die gegen den Boden drückende Fläche ist also ziemlich glatt, ihre Größe jedoch, obschon der blütentragende oberste Stengelabschnitt dünner ist als die übrigen Partien, recht ansehnlich, so daß das Eindringen jedenfalls einen außerordentlichen Energieaufwand erfordert und nur möglich ist, weil der Stiel sehr dick ist, also einen hohen absoluten Druck zu erzeugen vermag. Trotz seines großen Durchmessers erweist er sich in den meisten Fällen stark gekrümmt, ja spiralig gewunden. Große Höhlen im Boden zeugen davon, wie gewaltige Erdmassen der gebogene Gipfel beim Eindringen fortschob. Die mechanischen Verhältnisse liegen ganz wie bei der Lupine. Der gekrümmte Stengel ist mannigfach verletzt und weist Falten auf der Konkavseite der stärksten Krümmungen auf. Übrigens sind die Sprosse oben, unterhalb der Rollung, meist dicker als unten. Vielleicht ist die Dickenzunahme auf stärker werdende Behinderung des Längenwachstums bei allmählicher Vergrößerung der Blütentraube zurückzuführen. Das Durchbrechen der Sprosse ist dadurch erleichtert, daß der Boden, in dem *Lathraea* gedeiht, feucht und daher nachgiebig ist, ferner dadurch, daß sie dicht gedrängt stehen, so daß der Durchbruch seltener von einem einzelnen Sproß als von einer großen Anzahl gleichzeitig und auf engem Raume vollzogen wird. Wie andererseits zufällige Hindernisse im Boden für die Triebe verhängnisvoll werden können, lehrt die folgende Beobachtung: Einige Blütensprosse hatten sich in dem Wurzelgewirr, das den Boden durchzog, mit dem Gipfel verfangen. Da die Stengel noch in die Länge wuchsen, hatten sie seitlich ausbiegen und schließlich zerbrechen müssen, ganz ähnlich wie der Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris*.

Wir gingen bei der Betrachtung der Pflanzen, die den Boden mit nutierendem Gipfel durchbrechen, noch nicht auf die Wachstumsverhältnisse in dem Bogen ein. Das soll später gesondert geschehen. Doch wird man sich von vornherein über die außerordentliche Bedeutung der Beschaffenheit derselben für ein günstiges Durchbrechen klar gewesen sein. Ganz besonderer Art muß nun die Wachstumsverteilung bei der Entfaltung der gerollten Farnblätter sein. Es erhob sich die Frage, wie sie dieselben zum Eindringen befähige. Als Objekt wählte ich

Aspidium filix mas.

Die jugendlichen Blätter überdauern den Winter, nach dessen Ablauf sie sich entfalten, oberirdisch eng zusammengerollt und mit einem dichten Pelz von Spreuschuppen versehen. Zum Versuch wurden Anfang Februar über zwei Stöcke Tonröhren gesetzt, wovon die eine 55 cm hoch mit Erde gefüllt, die andere nur lichtdicht verschlossen wurde. Ende Mai fand die Öffnung der Röhren statt.

Die etiolierten Blätter (Fig. 11 *A*) sind ca. 60 cm lang und sehen grün aus. Die Fiederblättchen sind klein geblieben und etwas eingerollt, an den unteren, älteren Spindelpartien sind sie abgefallen. Die Blattspitze weist noch eine schneckenförmige Einrollung auf. Die Abschnitte der Spindel zwischen je zwei aufeinander folgenden Fiedern sind etwas länger als bei den normalen, belichteten Blättern.

Fig. 11.

In der mit Erde gefüllten Röhre war die Erde ganz locker. Trotzdem erwiesen sich die *Aspidium*-Blätter (Fig. 11 *B*) ziemlich stark verbogen und nicht höher als 20 cm gelangt, obschon also die gleichaltrigen etiolierten Blätter 60 cm lang waren. Dabei ist der Blattstiel bezw. die Blattspindel kräftig, im Boden sogar durchschnittlich dicker als in Luft. Die Fiederblättchen sind größtenteils von der Spindel abgefallen oder abwärts gedrückt. Der Gipfel, sonst spiralig gerollt, ist lang aufgewickelt, ausgenommen die äußerste Spitze, und nach unten gerichtet, so daß sich im großen und ganzen das Bild eines nutierenden Keimstengels ergibt.

Immerhin wird die Leistung der Blätter den überraschen, der nur das vollentwickelte grüne Blatt mit seiner großflächigen Spreite im Auge hat. Vergegenwärtigt man sich aber die Form des etiolierten Blattes mit seiner langen, ziemlich kräftigen Spindel, an der die kleinen Blättchen nur geringfügige Hemmnisse sind, so fragt man umgekehrt nach den Ursachen, die sein Eindringen, aus den Krümmungen zu schließen, so erschwerten und ihm ein so frühes Ziel setzten. Außer der gewiß nicht kleinen Oberfläche des gerollten Blattendes, die ja aber durch die Aufwickelung reduziert wird, dürfte die Wachstumsverteilung mit als Ursache zu berücksichtigen sein. Das Geradestrecken der gekrümmten Spindelabschnitte erfolgt natürlich durch stärkeres Wachstum der konkaven Seite. Doch scheint der Ausgleich des Längenunterschiedes der betreffenden gegenüberliegenden Seiten wenig energisch zu erfolgen und sich dazu gleichzeitig über ein sehr langes Spindelstück zu erstrecken. Das muß aber im Boden den Übergang in die vertikale Lage außerordentlich erschweren; denn je länger ein Stück ist, das sich aus gekrümmtem Zustande geradestreckt, desto größer ist die Fläche, die gegen den Boden drückt. Oft genug wird daher die völlige Geradestreckung nicht realisiert werden, und so glaube ich die Krümmungen der Spindel, wie sie auch die Figur zeigt, teilweise erklären zu müssen. Bei den dikotylen Keimlingen, die normalerweise mit einem Bogen die Erde durchdringen und auch abnorm hohen Schichten gegenüber nicht versagen, wie wir gesehen haben, trifft man denn auch eine viel günstigere Wachstumsverteilung, vor allem sehr energische Wachstumsdifferenzen auf den gegenüberliegenden Flanken an.

Bei dem Strecken der Spindel wird die gerollte Blattspitze ins Erdreich gedrückt. Dabei legt sich die Erde in die Unebenheiten und Buchten der Seitenflächen derselben, hält sie dort fest und erzwingt so allmählich die Aufwickelung. Wir haben es mit einer rein mechanisch bewirkten Oberflächenverminderung zu tun. Deshalb stellte sich auch die Einrollung nach einiger Zeit wieder her, als die abgeschnittenen Blätter in eine verdunkelte feuchte Kammer gebracht wurden.

Die Aufrollung der Blattspitze im Boden, im Falle *Aspidium* eine abnormale Erscheinung, gewinnt an Interesse, wenn man ihr, besser dem Mangel einer Rollung als normaler Eigenschaft bei denjenigen Farnblättern begegnet, die stets eine Erdschicht gewisser Höhe durchbrechen müssen, weil das Rhizom nicht an die Erd-

oberfläche tritt. So bei *Pteridium aquilinum*, dessen Blätter aus ca. 5 cm Tiefe und mehr hervorgehen. Die Lamina ist hier ihrer ganzen geringen Länge nach scharf auf den Stiel herabgebogen und von Haaren überdeckt (vgl. Sachs, 1874, Fig. 301, S. 425). Der Mangel der bei Farnen sonst üblichen Rollung ist nach den bei *Aspidium* gemachten Erfahrungen ungezwungen mit dem Zwecke der Verminderung der widerstandbietenden Fläche zu erklären. Nach dem Übertritt in die Luft verbreitert sich der Bogen zwischen Stiel und Lamina, die sich jetzt infolge der Belichtung stärker entwickelt, sehr, und eine ganz leichte Einrollung wird bemerkbar. Ist ein solches Blatt genötigt, den Weg durch ein dichtes Gewirr von abgestorbenem Laub und Gräsern, das dem Lichte doch den Durchgang gestattet, zu nehmen, so bleibt die Lamina dem Stiele nach Maßgabe der mechanischen Pressung mehr oder weniger eng angedrückt.

II.

Monokotyle Pflanzen.

Auf die Bedeutsamkeit des Ortes der Unterbringung des Wachstumsherdes wurde oben hingewiesen und gezeigt, warum basales Wachstum für das Eindringen in den Erdboden mit Biegungsfestigkeit des betreffenden Organs oder Sprosses verbunden sein muß. Diesem Punkte, insbesondere den Mitteln zur Erzielung der Biegungsfestigkeit und ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, wird fürderhin unsere Aufmerksamkeit vor allem zu gelten haben. Wir beginnen wieder mit Keimpflanzen und zwar Gräsern, deren Keimungsweise bekannt ist. Von landwirtschaftlicher Seite sind an den Getreidearten die ausgedehntesten Versuche mit verschiedenen Saattiefen angestellt worden. Jedoch ist in den betreffenden Arbeiten von einer eingehenderen Schilderung des Verlaufs des Eindringens der Pflanzen in höhere Erdschichten und des Verhaltens der einzelnen Organe dabei, wie sie im folgenden beabsichtigt ist, nicht mehr zu finden als etwa die folgende kurze Charakteristik Ekkerts (1873, S. 40): „Internodien sowie Blätter der Pflanzen größerer Tieflagen waren in verschiedener Weise hin- und hergebogen, nicht selten plötzlich geknickt.“ Die morphologischen bezw. mechanischen Ursachen für das Versagen der Pflanzen bei größerer Saattiefe wurden noch nirgends dargelegt. In den Arbeiten Ekkerts,

Wollnys und Kraus' interessieren vor allem und mit Recht die Bewurzelungs- und Bestockungsvorgänge, von denen der Ernteertrag abhängt, Fragen also, die hier völlig zurückstehen und bezüglich derer ich auf die genannten Arbeiten verweise.

Secale cereale.

Der Roggen entwickelt wie alle Gräser für den Durchbruch durch den Boden ein spezielles Organ, die Kotyledonarscheide, auch Keimscheide und Koleoptile genannt (vgl. Goebel, 1900, II. Teil, S. 602f.), weil den übrigen Organen, insonderheit den Laubblättern, Eigenschaften, wie sie zum Einbohren in das Erdreich erforderlich sind, nur in geringem Maße zukommen. Sie bedürfen eines glatten Kanals, der sie unbeschädigt und unverbogen ans Licht geleitet. Diesen Dienst leistet ihnen die Keimscheide, die eine ziemliche Steifheit besitzt und auch einen ansehnlichen Druck auszuüben vermag. Sie wächst fast in ganzer Ausdehnung, am stärksten $1^1/_2$—$2^1/_2$ cm rückwärts von der Spitze, die zuerst auswächst (vgl. Schellenberg, 1902, S. 255). Ein längerer, leistungsfähiger Mesokotyl wird bei *Secale* nicht gebildet, er erreicht höchstens 1—2 mm Länge. Die von der Kotyledonarscheide überhaupt erreichbare Länge wird im Hinblick auf die unzureichende Festigkeit der später aus ihr heraustretenden Vegetationsorgane für die Pflanze umso wichtiger werden, je tiefer das Samenkorn gelegen ist. Deshalb ist zu betonen, daß die Scheide sich in der Dunkelheit viel stärker streckt als am Licht und von den umhüllten Organen später, bei einer zwischen 3 und 7 cm variierenden Länge durchstoßen wird, während am Licht dasselbe schon bei ca. 1 cm Länge der Scheide erfolgt. Die Koleoptile wächst in beiden Fällen nachher weiter und erreicht im Dunkeln eine Endlänge von 8—10 cm, im Licht von 2,5—4,0 cm. Die Laubblätter stehen innerhalb der Koleoptile zusammengerollt und vertikal. Nach der Befreiung aus der Scheide breitet sich die Blattfläche am Licht an der Spitze beginnend aus, um sich später schräg zur Vertikalen zu stellen. Im Dunkeln treten beide Erscheinungen ebenfalls, doch in geringerem Grade auf, die schmale Spreite bleibt an den Rändern leicht gerollt. Die Blattscheide bewahrt ihre Rollung und infolgedessen ihre Vertikalstellung unter allen Umständen.

Nach Wollny (1884, S. 24ff., Tab. 2—8) liegt für Roggen die günstigste Saattiefe, nach dem Prozentsatz der aufgehenden

Pflanzen und dem Ertrag geurteilt, zwischen 2,5 und 5,0 cm. Da die Keimscheide im Dunkeln eine Länge von 8—10 cm zu erreichen vermag, genügt ihr Wachstum, diese Erdschicht zu durchbohren. Die Scheide erhebt sich, ans Licht gelangt, noch ca. 2 cm über das Bodenniveau und stellt dann ihr Wachstum ein. Das erste, zusammengerollte Laubblatt, welches jetzt seitlich aus der Spitze der Koleoptile hervortritt, kommt also mit dem Boden nicht in Berührung. Das muß eintreten, wenn das Samenkorn tiefer im Boden liegt als 10 cm, oder auch, wenn bei geringerer Tiefe die Pflanze von Erde umgeben belichtet wird, was dadurch geschehen kann, daß man die Keimung hinter einer Glaswand vor sich gehen läßt. In beiden Fällen wird man die Leistungsfähigkeit des eigentlichen Sprosses im Boden studieren können. Der Vergleich wird einer Bewertung des Lichtmangels im Boden gleichkommen.

Gehen wir zunächst auf den ersten, natürlicheren Fall ein. Die horizontal ausgelegten Körner wurden mit einer Erdschicht von 20 cm Höhe überdeckt. Bei der genannten Lage des Samens führt die Keimscheide eine negativ geotropische Krümmung aus und bohrt sich dann senkrecht ein. Dem Licht entzogen, entfaltet sie ihre höchste Streckungsfähigkeit und bewältigt eine Schicht von 8—10 cm. Beim Nachlassen ihres Wachstums tritt das erste Laubblatt, eine dünne Röhre, die den übrigen Halm in sich birgt, hervor, um der Arbeit des Durchdringens weiter obzuliegen, und zwar aktiv, durch eigenes Wachstum. An ihr nimmt natürlich auch das 1. Internodium teil. Das Blatt wächst basal, die Spitze schließt ihr Wachstum zuerst ab und verhält sich völlig passiv. Hier ist also der Fall einer größeren Entfernung des Angriffsortes der Kraft von der eindringenden Spitze gegeben, und es muß sich nun zeigen, ob das Blatt die nötige Festigkeit besitzt, um sein Wachstum total zu geradem, vertikalem Eindringen verwerten zu können. Da es den ganzen übrigen zarten Sproß umschließt, hängt dessen Schicksal völlig von dem seinen ab. Das erste Laubblatt rollt sich nach dem Heraustreten aus der Keimscheide gar nicht auf, das verhindert die umliegende Erde. Bei der Art seines Wachstums hängt nun die Höhe seines Vordringens durchaus von der größeren oder geringeren Homogenität des Bodens ab. In sehr homogenen Boden, künstlich durch feines Sieben herstellbar, dringt das Blatt schön gerade und hoch ein. In Erde von natürlicher Beschaffenheit, die also reichlich vermengt ist mit Steinen, festen Resten von Pflanzen und sonstigen Hindernissen, spielt der Zufall beim Auflaufen eine

große Rolle. Die passiv vorwärts geschobene Blattspitze bohrt sich solange ein, bis sie auf irgend ein Hemmnis stößt. Ist dies geschehen, so wird sie durch den Druck der nachdrängenden Blattpartien zum Ausbiegen veranlaßt. Bei geringem Grade desselben sind nur sämtliche unterhalb der Spitze gelegenen und nachgeschobenen Regionen des Blattes zur Wiederholung ebenderselben Krümmung gezwungen, während die Spitze sich in der neu eingeschlagenen Richtung fortbewegt, so daß mit zunehmender Länge des Blattes die Abweichung von der Vertikalen immer deutlicher wird. Eine geotropische Korrektion ist ja ausgeschlossen. Die unteren Teile der Spreite und zumal die Blattscheide, die steifer ist, nehmen an Abweichungen nicht mehr teil, wenn dieselben einen gewissen Grad überschreiten. Sowie die betreffenden röhrigen Partien, vertikal emporsteigend, an die Umbiegungsstelle gelangen, ändern sie ihre Richtung nicht, und an der Übergangsstelle zu den schrägen apikalen Blattabschnitten entsteht ein Knick. Das vertikale Stück ist nun oben an der Verlängerung gehemmt. Deswegen muß beim Nachdrängen weiterer Blattpartien Ausbiegen stattfinden, und zwar geschieht es dicht unter dem ersten Knick: Ein kurzes Stück des Blattrohres biegt aus und knickt ab. In der Regel wiederholt sich das mehrmals, wodurch das Blatt an der betreffenden Stelle wie der zusammengeschobene Balg einer Kamera gefaltet erscheint (vgl. E. G. Pringsheim, 1912, S. 99, Fig. 34: Die Blätter des Roggens verhalten sich ganz wie die des Hafers). Die Blattspitze wird nach dem ersten Knick nicht im geringsten weitergeschoben: Das Eindringen hat sein Ende erreicht. Die Hemmung der Verlängerung der basal wachsenden Blattscheide hat weiter zur Folge, daß die Koleoptile an der Basis zersprengt wird und das 1. Internodium und die Scheide des 1. Blattes sich seitlich hervorzwängen, um fernerhin Windungen auszuführen. Den vom ersten Blatt umschlossenen jungen Organen, Blättern und Internodien, ist durch das Zerknittern ihrer Hülle der Eintritt in den Boden verwehrt; diese zu zerstoßen, sind sie zu schwach. In manchen Fällen, bei geringeren Bodenwiderständen, dringen die steiferen Blattpartien, besonders die Blattscheide, nach dem Entstehen des ersten Knicks weiter ein, wozu die Knickstelle die Spitze liefert. Dann wird die seitlich in den Boden gefahrene Spreite gleichsam nutierend rückwärts heraus- und emporgezogen. Solche Blätter können bei nicht zu hoher Erdbedeckung im Gegensatz zu dem vorigen Fall sehr wohl ans Licht gelangen. Das geschilderte

Zerknittern tritt stets ein, wenn das Blatt auf ein ausgedehnteres Hindernis stößt. Während ein dikotyler Stengel im gleichen Falle an dem Hindernis hinzugleiten pflegt, um sich, an den Rand desselben gelangt, sofort geotropisch in die Höhe zu wenden (Fig. 16), zerknittert das Grasblatt und findet keinen Ausweg. Das Hindernis wegzuschieben reicht weder seine Festigkeit noch Kraft hin; andererseits ist seine Starrheit doch zu groß, als daß sie solche Biegungen zuließe, wie man sie bei dikotylen Keimstengeln antrifft. Das röhrige Blatt verhält sich in dieser Hinsicht wie jedes Rohr, das beim Überschreiten seiner Biegungsfestigkeit plötzlich scharf knickt. Ähnliches kann sich auch ergeben, wenn die Blattspitze, nachdem sie in einem kleinen Luftraum im Boden fortgeschoben worden ist, wieder in Erde eindringen soll: der Hohlraum ermöglicht Aufrollen der Spitze, sie dringt schlecht ein, verbiegt und knickt um. Ein Knick hat meist weitere zur Folge und bedeutet daher in der Mehrzahl der Fälle das Ende des Durchbruchs.

Welches auch die Ursachen der Hemmung des Vordringens sein mögen, das Blatt reagiert darauf immer in der beschriebenen Weise. Nun nimmt mit steigender Höhe der Erdschicht die Zahl der Hindernisse zu. Deshalb tritt bei der im Verhältnis zur Größe der Keimpflanzen sehr hohen Erdbedeckung von 20 cm das Zerknittern früher oder später in der überwiegenden Zahl der Fälle ein. In meinen Versuchen wurden Schichten von 10—15 cm durchdrungen, wonach meistens die Knitterungen erschienen. Es müssen schon ganz besonders glückliche Umstände vorgelegen haben, wenn die Schicht von 20 cm völlig durchdrungen wurde. Ein Eindringen in noch höhere Schichten wird verhindert durch das Ausgehen der Nährstoffvorräte. Das eigene Einbohren des zweiten Laubblattes habe ich nie beobachtet, halte aber die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen. Sicher ist, daß es früher oder später demselben Schicksal wie das erste anheimfallen wird. Hat jedoch das erste Blatt vielleicht bei 15 cm hoher Schicht die Oberfläche durchstoßen, so gelangt der weitere Halm in glattem Kanale ans Licht.

Das Blatt von *Secale* ist absolut genommen nicht sehr leistungsfähig. Zieht man aber seinen zarten Bau in Betracht, so erscheinen die 5—7 cm seines Eindringens nicht als unbeachtlich. Ein flach ausgebreitetes Blatt würde sich keinesfalls so weit ins Erdreich schieben lassen. In der Einrollung, die einerseits die notwendige Festigkeit herstellt, andererseits die reibende Oberfläche verkleinert, ist mithin die Ursache der relativ ansehnlichen

Leistungsfähigkeit des Blattes zu erblicken. Insofern als durch Lichtmangel das Aufrollungsbestreben gemindert, ferner das Wachstum der Keimscheide gefördert wird, ist es die Dunkelheit, welche die Pflanzen die Höhe von 15 cm erreichen läßt. Übrigens gehen die Pflanzen nach Erreichen dieser Höhe — tatsächlich sind sie ja länger als 15 cm — infolge Nährstoffmangels zugrunde.

Entsprechend der soeben getanen Bemerkung über die Bedeutung der Dunkelheit im Erdreich sind die Leistungen geringer, wenn den Pflanzen im Boden durch eine Glaswand Licht zugeführt wird. Die Koleoptile dringt dann nur 2,5—4,0 cm hoch ein. Die Spreite hat in ihrem starken Ausbreitungsbemühen teilweisen Erfolg und ist dadurch äußeren Widerständen noch weniger gewachsen als das etiolierte Blatt. Deshalb zeigen sich hier die Knitterungen früher. Das Blatt drang unter diesen Umständen nur 3—5 cm weit ein, oft in schräger Richtung infolge einmaliger Ablenkung der Spitze. Die durchdrungene Schicht bemaß sich auf 6—9 cm, die Länge der Pflänzchen ist wegen der Biegungen natürlich größer. Sie gehen nach gewisser Zeit in der Bodenfeuchtigkeit durch Fäulnis zugrunde.

Auch in Wollnys Versuchen wurden Erdschichten von 15 cm bewältigt, und die aus solcher Tiefe ans Licht gelangten Pflanzen entwickelten sich weiter und gaben Ernten. Die Tabellen Wollnys lassen aber auch erkennen, daß ihre Anzahl gegenüber derjenigen der aus 2,5—7,5 cm aufgelaufenen Pflanzen sehr gering ist. So gingen bei einer Saattiefe von

2,5 cm	100 %	10,0 cm	90 %
5,0 „	97 „	12,5 „	81 „
7,5 „	99 „	15,0 „	29 „

der nach der Zahl der ausgesäten Samen möglichen Pflanzen auf (Wollny, 1884, S. 25, Tab. 4. Varietät: großer russischer Roggen; humoser Kalksand). Die geringe Steigerung der Tiefe der Unterbringung von 12,5 auf 15,0 cm bewirkt einen ganz plötzlichen Sturz des Prozentsatzes der aufgegangenen Pflanzen. Wollny macht über die Ursachen der Erscheinung keine Angaben. Wir gehen vielleicht in der Annahme nicht fehl, daß bei 12,5 cm Saattiefe das 1. Blatt von der Keimscheide noch nahe genug an die Erdoberfläche gebracht wurde, um gerade und unverbogen durchzudringen, während die wenig höhere Schicht schon die erwähnten Knitterungen entstehen ließ, die ja dem Durchdringen ein Ende setzen.

Wenn oben behauptet wurde, die Scheide vermöge einen ansehnlichen Druck auszuüben, so gründet sich das auf die Erfahrung, daß sie in sehr festen Boden relativ weit eindringt. Ihrer glatten, geraden Form im etiolierten Zustande und im lockeren Boden geht sie dort allerdings verlustig, sie gewinnt infolge zahlreicher kleiner Krümmungen und Einschnürungen ein knorriges Aussehen wie die meisten unter solchen Verhältnissen erwachsenen Keimlinge. Ihre Dicke nimmt zwar zu, doch muß betont werden, daß diese Zunahme gegenüber der, welche ein dikotyler Keimling, etwa *Brassica napus*, unter denselben Verhältnissen erfahren würde, sehr gering ist. Die Scheide bohrt sich also in den festen Boden ein, bis ihr Wachstum aufhört. Das erste Laubblatt tritt hervor, zerknittert aber sofort, einfach infolge der Festigkeit des Mediums. Das wachsende 1. Internodium und die Scheide des 1. Laubblattes zersprengen nun oft die Koleoptile an der Basis und winden sich hin und her. Die erreichte Höhe betrug ca. 6 cm.

Die Keimpflanzen des Hafers und des Mais unterscheiden sich von der des Roggens durch stärker streckungsfähige Mesokotyle, und zwar entfalten diese ihr volles Wachstum nur im Dunkeln, am Licht bleiben sie ganz kurz[1]). Dementsprechend sind auch die Leistungen der Pflanzen im Boden bei Lichtzutritt viel geringer als bei Lichtausschluß[2]). Mit der Streckungsfähigkeit des Mesokotyls hängt es zusammen, wenn *Avena sativa* höhere Erdschichten durchdringt als *Secale*. Die noch viel höheren Leistungen von *Zea Mays* sind durch deren größere absolute Dimensionen bedingt. *Avena* bewältigt Schichten von 17 – 18 cm, *Zea* von 30 cm (im Maximum). Das Verhalten der Laubblätter des Hafers stimmt mit demjenigen der Blätter des Roggens in jeder Beziehung überein. Auch die Maisblätter dringen gerollt in den Boden. Da die Rollung in Luft im Dunkeln allmählich verschwindet, beruht ihr Persistieren im Boden auf mechanischer Pression. Das zum Ausbreiten führende Wachstum findet statt, wie daraus erhellt, daß während des Befreiens der Pflanzen aus der Erde, also beim Weg-

---

1) Nach Schellenberg (1902, S. 271) ist es die Keimscheide, welche den Lichtreiz auf den Mesokotyl übermittelt, während die Länge des 1. Internodiums durch den Lichtreiz auf das 1. Laubblatt bestimmt wird usw.

2) E. G. Pringsheim (1912, S. 98 u. Fig. 34) legte unter anderen an diesem Beispiel die Bedeutung des Lichtmangels im Boden für das Durchbrechen der Pflanzen dar.

fall des seitlichen Druckes, die Blattspreiten sich momentan ausbreiten. Im übrigen zerknittert auch das Maisblatt, das dank größerer Breite der Lamina in gerolltem Zustande ein dickeres und daher biegungsfesteres Rohr bildet, früher oder später aus den gleichen Ursachen wie das von *Secale*.

Sowohl bei *Avena* als *Zea* nimmt in festem Boden die Länge von Mesokotyl und Koleoptile ab, die Dicke in geringem Maße zu. Die Kotyledonarorgane der Monokotylen scheinen auf Behinderung des Längenwachstums nur wenig mit Dickenwachstum reagieren zu können. Ob ähnliches von den Stengelorganen der betreffenden Pflanzen gilt, vermag ich mit Sicherheit nicht zu behaupten. Jedenfalls gilt es nicht allgemein, wie die Sprosse von *Asparagus officinalis* lehren, deren im Boden befindliche Teile bekanntlich dicker sind als die über dem Boden weilenden, und die letzteren gewannen ganz außerordentlich an Dicke, als sie eine 55 cm hohe Erdschicht zu durchdringen genötigt wurden. Das gelang ihnen übrigens durchweg sehr gut.

Tinnantia fugax.

Beim Durchmustern der monokotylen Keimungstypen vom mechanischen Gesichtspunkte erregen die Typen der Commelinaceen und *Allium*-Arten (Klebs, 1885, S. 569 und 573) das Interesse durch ihre zweischenklige Konstruktion. Befähigt sie die Keimlinge beim Durchbrechen zu ganz besonderen Kraftleistungen, und ist darin ihr Zweck zu erblicken? Ich will mich auf theoretische Erörterungen, insbesondere darauf, in welcher Weise etwa die Keimlinge, rein nach der äußeren Form geurteilt, zu wirken vermöchten, nicht einlassen. Die Beobachtung des Eindringens in den Erdboden an dem speziellen Falle von *Tinnantia fugax* wird uns Erfahrungen an die Hand geben, die eine sichere Entscheidung der aufgeworfenen Frage ermöglichen.

Die Keimlinge bestehen aus zwei nebeneinander verlaufenden, am oberen Ende verbundenen Schenkeln. Den einen derselben repräsentiert der fädige Teil des Kotyledon, den anderen der Hypokotyl nebst Kotyledonarscheide. Der Faden setzt an der Spitze der Scheide an. Sein unteres Ende steckt im Samen, das des zweiten Schenkels wird von der Hypokotylbasis, der ein Schopf Würzelchen entspringt, gebildet. Der Hypokotyl erreicht im Licht

eine Länge von etwa 2,5 cm, im Dunkeln jedoch von 15 cm[1]). Die Kotyledonarscheide wird auch bei Lichtabschluß nur ca. 0,8 cm lang. Der dünne, die ständige Verbindung mit der Vorratskammer des Samens vermittelnde Teil des Keimblattes paßt sich hinsichtlich des Wachstums im wesentlichen dem viel dickeren anderen Schenkel an, kann bisweilen länger als dieser werden. Als erstes assimilierendes Blatt wie der entsprechende Teil bei *Allium* fungiert er nicht, sondern geht nach beendetem Durchbruch zugrunde. Bei ganz flacher Aussaat drängt sich das in der Kotyledonarscheide eingerollte 1. Laubblatt am Licht bei einer Länge des dickeren Schenkels von ca. 3 cm aus seiner Hülle hervor, zur Zeit also, wo dessen Wachstum im Erlöschen begriffen ist, breitet sich aus und biegt seine Spreite weit nach außen. Im Dunkeln wird es erst bei ca. 16 cm Länge von Hypokotyl + Scheide sichtbar, die Blattspreite bleibt länger zusammengerollt und erreicht nicht die Größe wie am Licht. Die Pflänzchen sterben bald darauf ab.

Zum Zwecke der Beobachtung der Leistungsfähigkeit der Keimlinge bei hoher Erdbedeckung säte ich die angequollenen Samen 20 cm tief aus. Die Keimung beginnt mit einer positiv geotropischen Abwärtskrümmung des Kotyledon (vgl. Sperlich, 1912, S. 612ff.). Die Abwärtsbewegung verläuft jedoch nur soweit, daß die Hypokotylbasis dicht neben dem Samen stehen bleibt, also beide einander fast berühren. Der rasch in beiden, noch ganz winzigen Schenkeln einsetzende negative Geotropismus, der sie jetzt nach oben streben läßt, führt zu einer Verschärfung des Knies zwischen dem fadenförmigen Strang des Keimblattes und der Scheide desselben, bis beide Schenkel parallel laufen. Die umliegende Erde drückt sie eng aneinander. Die Triebkraft wirkt in diesem zweischenkligen Gebilde oben. Denn sowohl Faden als Hypokotyl — die Scheide kommt wegen ihrer Kürze wenig in Betracht — wachsen dort am stärksten. Das Eindringen geht nun in dem beschriebenen Zustande von statten. Wie man sieht, kann dem fädigen Kotyledonarabschnitt in mechanischer Hinsicht höchstens die Bedeutung einer Vergrößerung des wirksamen Querschnittes zukommen. Die Kraft wirkt ja parallel der im anderen Schenkel. Die mechanischen Verhältnisse liegen also ganz wie bei den geraden dikotylen Stengeln, mit dem einzigen Unterschiede, daß die

1) An welchem Orte der Lichtreiz, der den Hypokotyl sein Wachstum einstellen heißt, perzipiert wird, ist meines Wissens noch nicht festgestellt.

wachsende Region vielleicht etwas länger ist. Da der fädige Schenkel zuweilen rascher wächst als Hypokotyl und Scheide, biegen einzelne kleine Partien des Fadens in die Hohlräume zwischen den Erdpartikeln aus, so daß er streckenweise fein gewellt erscheint. Das starke Längenwachstum der Keimlinge im Dunkeln ermöglichte es ihnen in meinen Versuchen, lockere Erdschichten von 15 cm Höhe, wenn auch nicht immer ganz geraden Wegs, zu durchdringen. Angesichts der Kleinheit der Samen eine respektable Leistung! Gelangten die Pflanzen auch nachher nicht ans Licht, so gingen sie, nachdem das 1. Laubblatt noch zum Vorschein gekommen, infolge Nährstoffmangels zugrunde. An solchen Keimlingen sucht man den fädigen Schenkel mitunter vergebens; er wurde während des langen Aufenthaltes im Boden allmählich zerrieben und verweste. Die Hauptarbeit wird ohne Zweifel vom Hypokotyl geleistet.

Die Antwort auf die oben gestellte Frage muß hiernach verneinend lauten. Weder kommt den beiden Schenkeln die zu starken Druckleistungen nötige Starrheit zu, noch sind sie im Boden am Ausbiegen gehindert. Das geht ja schon aus dem Hineinwachsen des fädigen Schenkels in die feinen Hohlräume des Erdreichs hervor. Es sei ferner bemerkt, daß sich weder aktives noch passives Annähern der Schenkel konstatieren läßt. Das ist gar nicht möglich, weil, wie ich erwähnte, der Same, der die Basis des einen Schenkels abgibt, und die Hypokotylbasis bereits dicht nebeneinander liegen. Die Bedeutung des fädigen Schenkels ist mit der einer Leitungsbahn für die im Samen gespeicherten Nährstoffe erschöpft.

Im festgedrückten Boden zeigten sich die Keimlinge teilweise recht tüchtig. Einige brachen trotz hohen Widerstandes durch eine 8 cm hohe Erdschicht hindurch. Der Hypokotyl verdickte sich nicht im geringsten.

Wie bedeutsam die Dunkelheit im Boden ist, kommt recht zum Bewußtsein, wenn man sie dadurch ausschaltet, daß man die Keimung hinter einer Glaswand vor sich gehen läßt. Das zutretende Licht verhindert die starke Streckung des Hypokotyls, so daß die Spitze der Kotyledonarscheide nur in geringe Höhe gelangt. Dem heraustretenden 1. Laubblatte gelingt es, sich ein wenig auszubreiten, es staut dadurch gegen den Boden und wird umgeknickt. Denn nachfolgenden Blättern, die in der Scheide des ersten geborgen sind, ist dadurch der Austritt verwehrt.

Allium odorum.

Bei *Allium* ließe sich die bei *Tinnantia* angeregte Frage abermals aufwerfen, weil hier wieder zwei Schenkel vorhanden sind. Doch wird man den Keimlingen die Fähigkeit als Kraftmaschinen zu wirken ohne weiteres absprechen, wenn man sich ihre Zartheit vergegenwärtigt.

Im Anschluß an Neubert (1903, S. 121) soll der von der Wurzelgrenze bis zum Knie reichende Schenkel als basaler, der andere, dessen Ende zunächst im Samen steckt, der sich später aber emporrichtet, als freier bezeichnet werden. Von beiden Schenkeln des Kotyledon läßt sich sagen, daß Lichtmangel ihr Wachstum wenig fördert. Der basale Schenkel wird im Dunkeln durchschnittlich 10 cm, der freie Schenkel 3,6 cm lang. Während in den bisherigen Beispielen die Kotyledonarorgane ihr Wachstum einstellten, sowie ihre Spitze nach Durchbohren der Erdoberfläche vom Licht getroffen wurde, wächst der Kotyledon, genauer der basale Schenkel desselben, bei *Allium* im gleichen Falle noch lange weiter und zieht den freien Schenkel, wenn dessen Wachstum erlischt, aus dem Boden, wonach derselbe sich aufrichtet. Das Längenwachstum hört im Keimblatte erst auf, wenn das 1. Laubblatt aus der Kotyledonarscheide heraustritt. Im Dunkeln ist der freie Schenkel bei der Länge von 10 cm des basalen Schenkels meist verdorrt. Die Pflanzen gehen zugrunde, bevor das 1. Laubblatt zum Vorschein kommt. Der basale Schenkel wächst in ganzer Ausdehnung, unten etwas stärker als oben. Der freie Schenkel wächst nächst dem Samen zuerst aus.

Die frühesten Keimungsstadien bestehen in der Ausbildung des Knies. Die bei dessen sowie der Protuberanz Entstehung mitwirkenden äußeren Faktoren sind von Neubert aufgedeckt worden. Nach dem Inkrafttreten der negativ geotropischen Stimmung dringen die beiden Schenkel dicht aneinander geschmiegt nach oben. Der freie Schenkel hat mechanisch gerade wie bei *Tinnantia* nur die Bedeutung einer Vergrößerung des aktiven Querschnitts. In die kleinen Hohlräume des Bodens biegt er nicht aus. Einerseits wächst er nicht stärker als der basale Schenkel, andererseits ist er zu kräftig, als daß er so feine Verbiegungen zuließe. Daß seine Arbeitsteilnahme für ein günstiges Durchbrechen nicht wesentlich ist, beweist das weitere Eindringen des basalen Schenkels, nachdem jener sein Wachstum abgeschlossen hat. Von diesem Moment ab

wird er passiv emporgezogen und hinterläßt einen feinen Kanal. Der Same wird nicht mit hoch genommen. In eine lockere, 20 cm hohe Erdschicht drangen die Keimlinge in dieser Weise 8—10 cm hoch ein, d. i. soweit als der Nährstoffvorrat eine Entwicklung gestattet. Der freie Schenkel ist am Ende meist nicht mehr an der Pflanze vorzufinden, die also nur aus einem wenig gekrümmten Stäbchen besteht. Ebensowenig wie bei etiolierten Pflanzen kann man bei hoher Erdbedeckung das Hervortreten des 1. Laubblattes beobachten, also auch dessen Eindringen verfolgen. Die Pflänzchen sterben zuvor ab.

In festen Boden drangen die Keimlinge ca. 4 cm hoch ein. Der basale Schenkel ist hier ein wenig dicker als derjenige der etiolierten Pflanzen, seine Länge aber sehr viel geringer.

Wenn der belichtete Kotyledon dem etiolierenden im Längenwachstum wenig nachgibt, so verhilft ihm das doch nicht aus einer tiefen Erdschicht an die Oberfläche, wenn die Keimung hinter Glas vor sich geht. Infolge des Lichtzutritts bildet sich die Protuberanz nicht aus (Neubert, 1903, S. 141f.), und es wird ein Bogen vorangeschoben, der, wenn auch nicht sehr breit, doch mehr Widerstand bietet als jener spitze Kegel. Sich hin und her windend, gelangten die Pflänzchen nicht höher als 3 cm. Das 1. Blatt trat aus der Kotyledonarscheide hervor, doch konnte sein Eindringen nicht beobachtet werden, weil die Keimlinge zuvor verfaulten.

Hyacinthus orientalis.

Der Hyazinthe dienen zum Durchbrechen der bedeckenden Erdschicht die Laubblätter, die bei ihr nicht nur wie bei *Dahlia* die Spitze günstig formieren, sondern auch einen Hauptteil der Triebkraft liefern. Lineal gestaltet, bei halbkreisförmigem Querschnitt rinnenförmig gebogen und spitz auslaufend, stehen sie alle senkrecht, und, indem ihre Ränder weit übereinandergreifen, ihre Basen von den Zwiebelschuppen fest umscheidet[1]) und ihre Spitzen sämtlich von der harten, kapuzenförmigen Spitze eines Blattes überdeckt werden, wodurch der nachteilige Umstand einer vielteiligen Spitze, der zum Auseinanderweichen der Blätter führen könnte, vermieden ist, ergeben sie ein ziemlich festgefügtes Rohr von pfahlförmiger Gestalt. In ihm ist der kräftige Blütensproß geborgen,

1) Siehe Irmisch (1850, Tab. V).

für dessen Schicksal es von ausschlaggebender Bedeutung ist. Das Blattrohr wächst in ganzer Ausdehnung, am stärksten aber an der Basis, die in der Zwiebel steckt. Die Zwiebelschuppen haben für den Trieb eine ähnliche Bedeutung wie die Blattscheiden der Gräser für den Halm. Infolge der basalen Lokalisation der Kraft wird der Trieb in ganzer Länge vorwärts geschoben. Er muß daher, wie früher betont, äußerlich glatt und möglichst starr sein. Beide Bedingungen sind aufs beste erfüllt, die letztere zumal bei geringer Länge des Sprosses, wo er relativ sehr dick ist. Die im Freien zu bewältigende Erdschicht von etwa 7 cm Höhe bietet daher und im Hinblick auf die mögliche Druckleistung keinen in Betracht kommenden Widerstand, um so weniger, als der Boden im Frühjahr feucht und infolgedessen nachgiebig ist. Schollen werden aus letzterem Grunde auch nicht abgebrochen, während es infolge der Dicke der Triebe in festerem, kohärentem Boden natürlich der Fall ist. Die vorangeschobene Spitze des 1. Laubblattes findet man nicht selten durch Steinchen im Boden verletzt und zerrieben. Jedoch lassen sich Verbiegungen an solchen Sprossen nicht konstatieren, ihre Starrheit reicht hin, auch größere Steine beiseite zu schieben, ohne die anfänglich eingeschlagene Richtung zu verlassen.

Sowie der Trieb sich etwa 3 cm über die Bodenoberfläche erhoben hat, beginnen die erst zu einem Bündel vereinigten Blätter auseinanderzuweichen und sich schräg vom Blütensproß weg nach außen zu biegen, der hierdurch sichtbar wird und sich nun mächtig streckt. Die blühende Pflanze zeigt die am Licht flach gewordenen Blätter unmittelbar von der Erdoberfläche ausgehend schräg im Raume stehend, während die im Boden steckenden Teile der Blattflächen ihre Vertikalstellung und Rollung beibehalten. Im Dunkeln tritt das Spreizen später ein, und der Grad der Abweichung von der Lotlinie bleibt geringer als am Licht. Die halbkreisförmige Biegung der Spreite, die sie wie eine Rinne gestaltet erscheinen läßt, geht hier nie verloren. Das Licht beschleunigt also die Wachstumsvorgänge, welche das Abspreizen bewirken. Sie werden aber auch, wie die etiolierten Pflanzen lehren, ohne den Lichtreiz auf gewisser Altersstufe aus inneren Ursachen eingeleitet. Zum Flachwerden der Blattfläche ist das Licht jedoch unentbehrlich. — Was die Länge der Blätter betrifft, so war sie bei meinen etiolierten Pflanzen größer als bei den Lichtpflanzen. Dem widersprechen andere Angaben. Doch scheinen sich verschiedene Sorten der Hyazinthe in diesem Punkte verschieden zu verhalten.

In welcher Weise dringen nun die Pflanzen in hohe Erdschichten ein? Im Mistbeet in sehr lockerer Erde überwanden sie, ohne zu spreizen, eine 35 cm hohe Erdschicht. Ans Licht gelangt, wichen die Blätter sofort auseinander, der Blütensproß schob sich hervor und entfaltete sich in der üblichen Weise. Im Erdinnern standen die Blätter im Gegensatz zu etiolierten Pflanzen zu einem rundlichen Stabe fest zusammengeschmiegt senkrecht. In der Tat gehörte auch eine sehr starke Kraft dazu, die Blattfläche schräg ins Erdreich hineinzudrücken [1]). Die langen Triebe waren meist vollkommen gerade, und wenn Krümmungen vorkamen, so erstreckten sie sich über die ganze Länge des Sprosses und waren von sehr großem Radius. Starke wellenförmige Biegungen bei sonst intakter Form der Sprosse, wie wir sie bei den dikotylen Pflanzen häufig fanden, sind hier nie zu beobachten, weil energischere Verbiegungen, resultierend z. B. aus dem Aufstoßen auf ein großes Hindernis, die Blätter sofort zum Auseinanderweichen und Knittern bringen. Bei höherer Schicht als 35 cm, zuweilen auch früher, wurden die Blätter nicht lang genug, um den Blütenstand umhüllt ans Licht zu schaffen. Dann preßte dieser, den Widerstand des Bodens bezwingend, die nicht mehr wachsenden Blätter im Boden an der Spitze auseinander. Dies, obwohl er nun dem Verderben geweiht ist. Das besagt, daß das Medium des Bodens den Entwicklungsgang der Pflanze in keiner Weise modifiziert. Er verläuft genau wie derjenige einer etiolierenden Pflanze. Einige Abweichungen kommen auf rein mechanischem Wege durch den Druck des Bodens zustande und sind der Pflanze übrigens für das Durchbrechen von Vorteil.

---

1) Das ist auch die Ursache, warum im Boden bei Lichtzufuhr durch eine Glaswand, wenn auch nur von einer Seite, kein Spreizen eintrat. Dieser Versuch läßt sich bei den Zwiebelgewächsen besonders schlecht ausführen, weil der große Umfang der Zwiebel ein dichtes Anlagern des Sprosses an die Glaswand unmöglich macht, selbst wenn die Pflanze schräg geneigt wird, und sowie Hohlräume im Boden bleiben, geht die Eindeutigkeit der Resultate verloren. Immerhin scheint mir Massarts Befund (1903, S. 167), daß die Blätter der Pflanzen, welche unter Glasperlen (die eine dem Erddruck ähnliche Pression hergeben und gleichzeitig dem Licht den Durchgang gestatten sollten) vegetierten, abspreizten, auf einen recht geringen Widerstand der Perlen, vielleicht von geringer Höhe ihrer Schicht herrührend, hinzudeuten. Vielleicht gerieten auch die Blätter dadurch in Schrägstellung, daß sie von dem sich rascher streckenden Blütensproß auseinander gedrückt wurden? Die rinnenförmige Biegung der Spreite erhielt sich unter ebendenselben Umständen; da der Lichtreiz wirkte, also infolge mechanischer Pression. Diese Tatsache scheint mir dafür zu sprechen, daß die Blätter passiv durch die unter dem Lichteinfluß sich ausdehnende Blütentraube in Schrägstellung gebracht wurden.

Die Art des Entwicklungsganges ist es also, die dem Eindringen ein im Verhältnis zu den verfügbaren Nährstoffmengen frühes Ende bereitet. Daß es nicht noch eher eintritt, danken die Pflanzen ihrer Fähigkeit zu etiolieren, dem im Dunkeln geförderten Wachstum der Blätter. Nicht zu vergessen ist ferner die Verhinderung des Spreizens durch den Erddruck. Es fragt sich allerdings, ob die Pflanzen, auch wenn der Blütenstengel sich nicht im Boden hervordrängte und die Blätter länger wachstumsfähig und vereinigt blieben, sehr viel tiefer eindringen würden, oder ob nicht bald der zu bewältigende Widerstand dem von ihnen erzeugbaren Maximaldruck gleichkäme. Sie haben ja die ansehnliche Last des ganzen Sprosses emporzuheben, sowie die Reibung und den Gesamtdruck des Bodens auf denselben zu überwinden.

Es wurde das Schicksal des Blütensprosses nach dem Eintritt in den Boden noch nicht beschrieben. Man lernt es aus dem folgenden Versuche kennen. Zur Beantwortung der Frage, inwieweit die Organe einzeln zum Eindringen ins Erdreich befähigt seien, welche Bedeutung also ihrer Vereinigung zu einem einheitlichen Gebilde beizumessen sei, wurde eine junge etiolierte, bereits spreizende Pflanze mit Erde überschüttet. Es ergab sich, daß das einzelne Blatt sehr leistungsfähig ist: Die Blätter drangen 25 cm weit ein. Ihre rinnige Krümmung war bis zum Berühren der Ränder verstärkt, so daß der Querschnitt ein flaches Oval darstellte. Das kommt durch den seitlichen Druck zuwege, den der Boden auf ein jegliches Gebilde ausübt, das sich in ihn eindrängt. Dem Blütensproß jedoch gereichte der Mangel seiner Hülle zum Verderben. Trotz großer Dicke war der Stengel stark schraubig gewunden: Die aufrechte Blütentraube hatte wegen ihrer großen Oberfläche eine nicht vorwärtszuschiebende „Spitze“ abgegeben, und der Stiel hatte deshalb ausbiegen müssen. Die Blüten waren infolge der erlittenen Verletzungen und auch infolge der Bodenfeuchtigkeit in Fäulnis übergegangen. Für den Blütensproß und damit letzthin für die ganze Pflanze ist also die Umhüllung desselben durch die Blätter Existenzfrage. Selbst eine Einrollung des Stengels, wie sie bei *Lathraea* zum Zwecke der Widerstandsverminderung besteht, würde hier kaum nützen, weil die Blüten durch die Feuchtigkeit geschädigt würden.

Tulipa Gesneriana.

Die Tulpe durchbricht den Boden mit dem 1. Laubblatt, dessen stechend harte Spitze beim Austreiben der Zwiebel zuerst sichtbar wird [1]). Das Blatt ist zusammengerollt und steht vertikal, stellt also eine spitz auslaufende Röhre dar, deren Hohlraum von 1—3 ebenfalls gerollten Laubblättern, den zugehörigen Internodien und der Blüte erfüllt ist. Die Rollung macht aus der an sich nachgiebigen Blattfläche ein Rohr von ansehnlicher Biegungsfestigkeit und stellt ein geradezu ideal glattes, seitlicher Anhänge entbehrendes mechanisches Gebilde her. Abweichend von den Verhältnissen bei *Hyacinthus* wird das stark streckungsfähige 1. Tulpenblatt bei seiner Arbeit von einem Stengelglied, dem zwischen oberster Zwiebelschuppe und seinem Knoten befindlichen Internodium, unterstützt. Die Triebkraft ist am stärksten um den Knoten des Blattes, da dieses an der Basis, das Stengelglied an seinem oberen Ende am stärksten wächst; im übrigen ist das Wachstum lange über den ganzen Stengel und das ganze Blatt verteilt. Die infolgedessen erforderliche Starrheit ist vorhanden. Es müssen schon sehr bedeutende Hindernisse sein, die bewirken können, daß der spitze, sehr kompakte Tulpentrieb die geringe Erddecke von höchstens 8 cm Höhe, die er im Freien zu durchbrechen hat, nicht bewältigt. Jedoch werden wir sehen, daß ebensolche junge Triebe hartem Boden gegenüber recht machtlos sind, nicht etwa weil niedrige Temperatur das Wachstum sistierte.

Sowie die Spitze des 1. Blattes im Freien 1—2 cm über das Bodenniveau gelangt ist, beginnt das Blatt sich von der Spitze nach abwärts schreitend aufzurollen und später, nachdem es flacher geworden, schräg nach außen zu biegen, wodurch das 2. Blatt sichtbar wird. Der im Boden verharrende Teil des Blattes bleibt zusammengerollt und aufrecht, teils des Lichtmangels, teils des Bodenwiderlagers wegen. Das 2. und 3. Blatt verhalten sich in allen Stücken wie das erste. Am Ende sind alle Blätter schräg und flach ausgebreitet. Die Krönung des Ganzen bildet die Blüte. Anders verhalten sich die Triebe, die aus der Erde ins Dunkle gelangen. Lange Zeit ist hier vom Aufrollen nichts zu bemerken, es gelangt auch nie soweit wie am Licht. Damit hängt unmittelbar zusammen, daß auch die Abweichung der Blätter von der Vertikalen gering bleibt.

1) Siehe Irmisch (1850, Tab. V).

Das Eindringen in hohe Erdschichten muß durch die Etiolementserscheinungen gefördert werden. Die Versuche wurden in dem großen Holzkasten ausgeführt, wo sich eine 80 cm hohe Erdschicht über die Zwiebeln lagerte. Der Boden hatte sich recht festgesackt, so daß den Pflanzen das Eindringen schwer genug gemacht war. Es wurden Höhen von 28—31 cm erreicht (Fig. 12).

Fig. 12.

Von diesen ca. 30 cm Gesamtlänge entfallen auf 1. Internodium und 1. Blatt gleichviel, also 15—16 cm. Die ganze Arbeit wurde von beiden allein geleistet. Das Stengelglied ist in geringem Maße wellig gebogen. Das erste Laubblatt ist im Gegensatz zu dem der etiolierten Pflanzen völlig eingerollt, so daß eine vorzügliche Spitze noch vorhanden ist. Der Boden verhindert also das Aufrollen des

Blattes, zu dessen Ausführung ja auch eine enorme Kraft erforderlich wäre. Es ist daher auch nicht verwunderlich, wenn das Ausbreiten nach Massart (1903, S. 168) bei Pflanzen, die in lichtdurchlässigen Glasperlen kultiviert wurden, trotz Belichtung unterblieb[1]). Nun bemerkt man in Fig. 12, daß einige Blätter doch in der Mitte aufgerollt sind und aus der Öffnung das 2. Blatt und die Blüte mit schraubig gewundenem Stiele hervorschauen. Doch kann man, glaube ich, dem Bilde unmittelbar entnehmen, daß aktives Ausbreiten hier nicht vorliegt.

Wie ging denn das Eindringen vonstatten, und wie ist das in der Photographie wiedergegebene Endresultat zu erklären? Das 1. Laubblatt bohrt sich unter Mithilfe des 1. Stengelgliedes zusammengerollt in den Boden. Da der Trieb in der Mitte des Blattes, von den eingeschlossenen Organen herrührend, am dicksten ist, nach unten dünner wird, so wächst der Stengel in einem Hohlraume empor, der bei Hemmung des Vordringens zum Ausbiegen Gelegenheit bietet, das jedoch wegen der Dicke des Stengelgliedes gering bleibt. Wenn ferner die vertikale Richtung mehr oder weniger verlassen wird — in Fig. 12 sind die Pflanzen zum Teil ein wenig auseinandergelegt dargestellt, die Abweichung von der Vertikalen ist also in Wirklichkeit nicht so stark —, so rührt das von Hindernissen her, auf die die Spitze stieß. Da die Triebkraft nicht an der Spitze wirkt, sondern in verschiedenem Grade über den ganzen Sproß verteilt ist, so genügt ein geringes Ausweichen der ersteren, um nach und nach eine beträchtliche Schräglage herbeizuführen. Angesichts des festgesackten Bodens erschien die vom 1. Internodium und zumal vom 1. Laubblatt vollbrachte Leistung recht ansehnlich. Nachdem die Höhe von 30 cm erreicht ist, läßt das Wachstum des Blattes nach, das des Stengelgliedes erlischt. Die Streckung des 1. Blattes hält nun mit derjenigen der von ihm umhüllten Internodien nicht mehr gleichen Schritt, deren Gesamtlängenzunahme also größer ist als die seinige. Unten und oben an der Verlängerung gehemmt — die oben den Abschluß bildende Blüte steckt fest in der zusammengerollten und wegen des äußeren Erdwiderlagers schwer aufzudrückenden tütenförmigen Spitze des

---

1) Das Abspreizen trat unter diesen Verhältnissen ein. Diese Tatsache deutet meiner Ansicht nach darauf hin, daß ein gewisses Aufrollen doch stattgefunden haben muß, zum mindesten der Spitze. Wie sollte sonst ein schräges Abweichen vom Stengel möglich sein? Indes bleibt der Grad der Aufrollung sicherlich ein geringer.

1. Blattes —, muß innerhalb des 1. Blattes ein seitliches Ausbiegen erfolgen, das bei anhaltendem Längenwachstum zur Schraubenform des Stengels führt. Hierin ist die Ursache des „Aufrollens" des Blattes gegeben, die Ränder werden von dem sich windenden Stengel auseinandergedrückt. Ein weiteres Eindringen der Pflanzen von diesem Stadium an ist nicht denkbar. — Daß die erreichbare Höhe von dem äußeren Widerstande abhängt, lehrt ein im Mistbeet mit sehr lockerer Erde angestellter Versuch. Die Pflanzen kamen hier durch eine 45 cm hohe Erdschicht hindurch und erblühten am Licht. Das 1. Internodium wurde 23 cm, das 1. Blatt 22 cm lang. Das letztere war dicht unter der Erdoberfläche vom 2. Blatt oben geöffnet worden, weil der Außenwiderstand gering war und das 2. Blatt selbst spitz ist. Es legte die dünne Erdschicht, die es noch vom Licht trennte, in zusammengerolltem Zustande zurück.

Der geringeren Länge des 1. Stengelgliedes der vorhin geschilderten Pflanzen entsprach nicht eine größere Dicke. Ja, in festgestampftem Boden, der das Längenwachstum sowohl des Stengelgliedes als des Blattes außerordentlich hemmen mußte, war keinerlei Dickenzunahme, wie dikotyle Pflanzen sie unter gleichen Umständen in sehr hohem Maße hätten beobachten lassen, festzustellen. Das Blatt wies infolge eignen Wachstums oder infolge des Nachdrängens des Stengels, dem kein Vordringen im Boden entsprach, Faltungen auf. Die gleichen Erscheinungen ließen sich bei künstlicher vertikaler Belastung der Pflanzen mit 200 g in dem früher erwähnten Belastungsapparat konstatieren. Die Längenzunahme war minimal, Verdickung jedoch nicht nachweisbar. Ich muß mich mit der Konstatierung der Tatsache begnügen. Es verdient gewiß eine nähere Untersuchung, wie weit die Verschiedenheit des Verhaltens der Monokotylen und Dikotylen in diesem Punkte geht, wie weit sie verbreitet ist und worauf sie beruht.

Crocus vernus.

Wenn bei *Hyacinthus* und *Tulipa* die Blüten der Hülle bedurften, damit sie ungeschädigt ans Licht gelangten, so bedürfen ihrer bei *Crocus* auch die Laubblätter. Deshalb sind hier spezialisierte Organe vorhanden, deren Funktion allein in dem Schutze jener Organe besteht: weißhäutige geschlossene Scheidenblätter, welche Laubblätter und Blüten umhüllen und zu einem mechanisch einheitlichen Gebilde zusammenpressen. Die Scheide ist nicht

durchbrechendes Organ in dem Sinne, daß sie die zur Arbeitsleistung nötige Druckkraft lieferte. Diese entstammt hauptsächlich dem Wachstum der Laubblätter, die den Hohlraum der Scheide bis zur Spitze erfüllen und mit ihr im Wachstum gleichen Schritt halten, so daß auf die geschlossene Spitze des jeweils sich streckenden Scheidenblattes und dadurch auf den Boden der ganze aus ihrem Wachstum resultierende Druck wirkt.

Im Garten fand ich die Knollen 8—9 cm tief im Boden. Zuerst streckt sich das unterste der 4 Scheidenblätter; es wird, sowie sein Wachstum nachläßt, von dem umhüllten zweiten Scheidenblatt durchbrochen, dieses vom dritten usf. Bei der genannten Tiefenlage der Knollen reicht das oberste und längste Scheidenblatt noch 0,5—1 cm über die Oberfläche und wird sodann von den Laubblättern[1]), die auf die Scheidenblätter ohne Übergang in wechselnder Anzahl folgen, durchstoßen. Zunächst von der engen Scheidenmündung noch fest zusammengehalten und in diesem Zustande von außerordentlicher Steifheit, löst sich das Bündel der Laubblätter auf, sobald es eine Länge von 3—4 cm, von der Scheidenmündung an gemessen, erreicht hat; die Blätter biegen sich (aktiv) nach außen. Bald darauf kommen die Blüten zum Vorschein. In diesem Zustande kann man schon im Januar den Safran aus frosterstarrter Erde hervorlugen sehen. Die Triebe sind dann selbstverständlich nicht durch diesen steinharten Boden hindurchgedrungen, sondern gelangten zu der betreffenden Entwicklungsstufe in einer Zeit, wo der Boden aufgetaut und weich war. Die Blätter und Blüten halten übrigens der sehr niedrigen Temperatur gut stand. Die von ganz oberflächlich ausgelegten Knollen erzeugten Scheiden erreichen am Licht eine Länge von 4—5 cm, im Dunkeln hingegen von 8—13 cm. Auch die Laubblätter werden im Dunkeln länger als am Licht. Das Abspreizen spielt sich, entgegen den bisherigen Erfahrungen, hier wie dort in gleicher Weise ab.

Schon Massart (1903, S. 169) weist darauf hin, daß die Laubblätter gezwungen sind, ihren Weg durch den Boden selbst zu bahnen, sobald die Knolle tiefer liegt, als die von den Scheidenblättern erreichbare Länge beträgt. Im allgemeinen hätten die Blätter sich den an sie gestellten Anforderungen gewachsen gezeigt. Man kann das in den Gärten tatsächlich häufig beobachten; die Knollen gelangen dort durch das Umgraben gelegentlich in ab-

1) Über deren Bau siehe Irmisch (1850, Tab. X).

normale Tiefen. Zweifellos sind die Blätter ganz leistungsfähig, solange sie zu einem Bündel vereinigt sind, das, wie erwähnt, recht steif ist. Doch dringen leicht Bodenpartikelchen zwischen die nicht einheitliche Spitze des Bündels, wodurch ein allmähliches Auseinanderweichen der einzelnen Blätter herbeigeführt wird, das sich wie aktives Spreizen ausnimmt, indessen hauptsächlich passiv erfolgt und nie den Grad wie in Luft erreicht. Wurden die Knollen nun künstlich 25—30 cm tief ausgelegt, so vermögen die Laubblätter jetzt ihr Einzelvermögen zum Eindringen zu erweisen. Ihr Wachstum findet ausschließlich basal statt, die mittleren und obersten Partien sind ausgewachsen. Deshalb wird der aus der Scheide hervorgetretene Teil des Blattes völlig passiv fortbewegt. Je mehr seine Länge zunimmt, umso stärker wird durch Reibung an der Erde und seitlichen Druck derselben der Widerstand, den er dem Vorwärtsgeschobenwerden durch die neu aus der Scheide hervortretenden Blattpartien entgegensetzt, die deshalb einen immer stärkeren Druck ausüben müssen. Wie bei den Gräsern schlägt die Blattspitze oft infolge ganz geringer Hindernisse eine seitliche Richtung ein, und wenn der Winkel zwischen abgewichenen und vertikal gebliebenen Blattpartien einen gewissen Grad erreicht hat, entsteht zwischen beiden ein Knick, dem nun weitere folgen. Das Vordringen hat damit stets sein Ende gefunden. Diese Vorgänge spielen sich in 4—5 cm Höhe über der Scheidenmündung ab. Die Blätter verfaulen dann. Dem gleichen Schicksal fallen die hervorgetretenen Blüten anheim.

Beim Herausnehmen einer derartigen Pflanze aus dem Boden beobachtete ich in einem Falle, wie die Scheide an der Basis zersprengt wurde und stark gewundene Blattmassen hervortraten. Bei daraufhin unternommener Untersuchung anderer Pflanzen konnte ich in vielen Fällen die gleiche Erscheinung konstatieren, wenn auch in geringerem Grade, d. i. ohne daß die Scheide zersprengt wurde. Die Blätter erwiesen sich beim Aufschneiden der Scheide in der wachsenden Region stark gewunden und füllten den Raum der Scheidenbasis völlig aus. In geringerem Maße beobachtete ich dasselbe zuweilen bei Pflanzen, welche in Luft erwachsen waren. Die Ursache der Erscheinung ist die Enge der Scheidenmündung, die den Blättern das Heraustreten nicht mit der Geschwindigkeit gestattet, welche das Wachstum der basalen Partien erfordert. Diese müssen daher innerhalb der Scheide ausbiegen und immer stärkere Windungen bilden. In Luft führt der hierbei entstehende

Druck zu einer Erweiterung der Mündung. Im Boden jedoch lagert sich Erde um sie, wodurch die Erweiterung erschwert ist. Auch der Umstand, daß hier die Vorwärtsbewegung der freien Blattpartien durch den Boden gehemmt wird, erklärt den stärkeren Grad der Windungen im Boden, deren Druck in dem einen Falle die Scheide zersprengte.

Wenn die Triebe durchschnittlich 18 cm hoch eindrangen, in welcher Höhe das Zerknittern eintrat, so dankten sie dies der Scheide, die im Dunkeln ihre ganze Streckungsfähigkeit entfaltete.

Zusammenfassung.

Ich bin mir bewußt, mit den dargebrachten Beispielen die vorhandenen Modalitäten keineswegs erschöpft zu haben. Auch hätte sich bei weiterer Ausdehnung der Versuche wohl noch manche interessante biologische Einzelheit konstatieren lassen. Jedoch ist nicht zu erwarten, daß dadurch wesentliche andere und neue Ergebnisse über das Verhalten der normalerweise in Luft und am Licht vegetierenden Pflanzen bei abnormaler Bedeckung mit Erde und über die Beeinflussung derselben durch den Boden, deren Feststellung das Hauptziel dieser Arbeit ist, gezeitigt würden. Diese Ergebnisse bestehen in folgendem:

Von den besonderen physikalischen Verhältnissen des Erdreichs (gegenüber denen der Atmosphäre) wirkt nur die Dunkelheit als Außenreiz auf die Pflanzen und bedingt formative Änderungen, die Pflanzen etiolieren im Boden. Die Erde als fester Körper beeinflußt sie nur mechanisch. Änderungen im Habitus, Bildung oder Rückbildung von Organen durch Kontaktreiz, etwa zum Zwecke der Herstellung einer mechanisch vorteilhafteren Gestalt, ist bei den Sprossen, für welche Erdbedeckung etwas Abnormales ist, nicht zu beobachten. Fehlen sie doch selbst zu der Zeit, wo die Triebe normalerweise mit dem Boden in Berührung kommen. Fälle, in denen durch Kontaktreiz mechanisch zweckmäßige Bildungen erzeugt werden, wie die Protuberanz am Knie des Kotyledon von *Allium*, bleiben vereinzelt, und selbst hier muß sich zur Reibung der weitere Faktor des Lichtmangels gesellen. Der Habitus der Pflanzen nach dem Durchdringen höherer Erdschichten ist somit bedingt durch die Dunkelheit als Reiz und die Erde als mechanisch hemmende Masse.

Die Reaktionen der Pflanzen auf die Dunkelheit sind durchweg so beschaffen, daß sie das Eindringen fördern. Nicht nur strecken sich die Internodien stärker und reagieren die Blätter hinsichtlich ihrer Größe in vorteilhafter Weise, sondern auch die Stellung der Organe wird durch den Lichtmangel in mechanisch zweckmäßiger Weise modifiziert (Inversstellung des Gipfels bei zahlreichen Dikotylen, Vertikalstellung der Blätter). Läßt sich somit das Etiolement als Anpassungserscheinung an einen übermäßig langen Aufenthalt im Boden beurteilen, so ist doch zu bemerken, daß die Anpassung keineswegs vollkommen ist. Das lehrt das Verbiegen und Zerbrechen der Blätter bezw. Blattstiele *(Vicia Faba* usw.), ferner die Tatsache, daß eine Nutation des Gipfels in manchen Fällen *(Solanum)* bei Lichtmangel autonom erzeugt wird, aber doch zu spät, als daß sie im Boden nicht früher infolge Stauens des Gipfels mechanisch erzwungen werden müßte. Was die Stellung der Seitenorgane anlangt, so kann mechanische Pression denselben Effekt haben wie der Lichtmangel, in diesem Falle begünstigt der Boden das Eindringen. Im übrigen aber bereitet er der wachsenden Pflanze nur Hemmnisse, deren Maß die Höhe des Eindringens bestimmt. Starke Widerstände können durch große Festigkeit des Bodens, aber auch durch große Widerstandsflächen der Pflanze bei an sich geringer Widerstandskraft des Mediums bedingt sein.

Für das normale Durchbrechen sind die mannigfachsten Einrichtungen zur Herabminderung der widerstandbietenden Flächen, vor allem des eindringenden Gipfels, und zur Vermeidung von Schädigungen des späteren Lichtsprosses getroffen. Für höheres Eindringen ist es nun wesentlich, ob die Pflanze jenes Ziel mittels spezieller Organe oder, solcher entratend, dank gewisser Eigenschaften ihrer Organe erreicht. Was den zweiten Fall betrifft, so erinnere ich an die Nutation des Gipfels von *Vicia Faba* usw., die Vertikalstellung der Blätter von *Dahlia* sowie an die Rollung und Aufrechtstellung der Blätter von *Hyacinthus* und *Tulipa*. Diese Organe pflegen die genannten Eigenschaften (des Nutierens usw.) nach Beendigung des normalen Durchbrechens nicht sofort zu verlieren, sondern längere Zeit hindurch im Dunkeln in Luft, wenn auch in allmählich abnehmendem Maße, zu bewahren. Im Boden werden sie oft sogar durch den Druck desselben in voller Intensität beibehalten. Ja, diese Eigenschaften, meist bis zu einem gewissen Grade abhängig vom Lichtmangel, treten als Etiolements-

erscheinungen auch bei den gleichartigen jüngeren Organen zutage. Indem sich also die betreffenden Pflanzen lange Zeit im Besitze dieser das Eindringen fördernden Eigenschaften befinden, wird es erklärlich, daß sie hohe Bodenschichten gut bewältigen. Im Grunde ist ihre Form nach längerer Arbeitsleistung dieselbe wie am Beginn derselben *(Vicia Faba, Solanum, Dahlia, Hyacinthus, Tulipa* usw.). Allerdings fällt mit zunehmendem Alter die stärkere Entwicklung der Organe als hemmender Faktor mehr und mehr ins Gewicht. Anders liegen die Verhältnisse, wenn für das Durchbrechen spezialisierte Organe erzeugt werden. Diese haben eine Grenze ihrer Wirksamkeit, nach deren baldigem Erreichen der eigentliche Sproß bezw. die von ihnen geschützten Organe zum Eindringen gezwungen sind. In den meisten Fällen genügt ihr Bau mechanischen Ansprüchen, wie sie das Eindringen in das Erdreich stellt, nicht – deshalb werden eben besondere Organe entwickelt —, und demgemäß geht ihr Eindringen schlecht vonstatten *(Paeonia, Secale, Crocus).*

Die Art und Weise der mechanischen Beeinflussung der Pflanze durch den Boden richtet sich ganz nach der Form und Entwicklungsweise derselben. Deshalb läßt sich allgemeines über sie nicht aussagen. Dagegen wäre es, wie die Dinge liegen, möglich, im einzelnen Falle bei genauer Kenntnis des Entwicklungsganges der etiolierten Pflanze das Resultat des Eindringens in den Boden a priori anzugeben, wenn es nicht meist schwer fiele, alle Faktoren, welche auf das Resultat von Einfluß sind, zu berücksichtigen und das Maß der Bedeutung jedes einzelnen abzuschätzen. Jedenfalls verläuft der Entwicklungsgang im Boden ganz wie im dunklen Raume, selbst wenn der Pflanze erhebliche Nachteile dadurch erwachsen. So streben umhüllte Organe, Blütenstände usw. zu gewisser Zeit aus ihrer Hülle hervor, obwohl Berührung mit dem Boden für sie sicheres Verderben bedeutet.

In festem Boden lassen dikotyle Stengel und Blattstiele eine starke Dickenzunahme infolge Hemmung des Längenwachstums konstatieren. Die Monokotylen scheinen sich in dem Punkte anders zu verhalten resp. Differenzen im Verhalten der Kotyledonar- und Stengelorgane aufzuweisen[1]).

1) Ich will nicht unterlassen darauf hinzuweisen, daß offenbar auch unter den Dikotylen Ausnahmen von der Regel vorkommen. Die abnormerweise im Boden heranwachsenden Stengelglieder von *Silphium Hornemanni* erreichten bei weitem nicht die Länge der etiolierten und grünen. Doch entsprach die Dickenzunahme der Verkürzung nicht im geringsten. Ein analoges Bild gewährten die Parenchymzellen des Marks.

III.

Über die mechanische Wirkungsweise der nutierenden dikotylen Keimlinge im Boden.

Die Pflanzen durchbrechen den Boden entweder aufrecht oder mit herabgebogenem Gipfel. Während die mechanische Wirkungsweise der ersteren mehr oder weniger der eines Pfahls oder Nagels gleicht, etwas Besonderes über sie also nicht auszusagen ist, steht für die Wirkungsweise der zweiten ein so einfacher Vergleich nicht zur Verfügung. Sie bedarf daher einer eingehenderen Diskussion. Ehe man über die Druckwirkungen, die von dem gebogenen Gipfel ausgehen, etwas äußern kann, muß man natürlich die Wachstumsweise der nutierenden Stengel kennen, die mit ganz eigentümlichen Bewegungen der wachsenden Regionen verbunden ist.

Die Wachstumsverhältnisse der nutierenden Stengel hat schon Wiesner (1878) studiert. Er fand, daß an Stengelgliedern mit nutierender Spitze im oberen (nutierenden) Teile die Hinterseite stärker wächst als die Vorderseite, wodurch die Nutation zustande kommt, im unteren Teile aber die Vorderseite stärker als die Hinterseite. Daß diese Art der Wachstumsverteilung besteht, schließt er sowohl aus dem heliotropischen Verhalten der nutierenden Stengel als auch aus den an ihnen normalerweise wahrnehmbaren Krümmungen. Meine Befunde stimmen mit denen Wiesners vollkommen überein. Wenn ich im folgenden trotzdem von meinen Wachstumsuntersuchungen ausführlich berichte, so geschieht es, weil die von mir angewandte Methode die wesentlichen Tatsachen in einer für die Zwecke der nachfolgenden Untersuchungen geeigneteren, nämlich unmittelbar anschaulichen Weise zur Darstellung bringt, indem tatsächlich auf Vorder- und Hinterseite Wachstumsmessungen vorgenommen wurden, was Wiesner nicht getan hat.

Was diese Methode betrifft, so wurden am Bogen der gekrümmten Stengel auf der Vorder- und Hinterseite Tuschemarken mittels Pinsels angebracht. Die wünschenswerten gleichen Abstände derselben waren jedoch nicht durch Anlegen eines biegsamen Maßstabes zu erzielen. Es ist ganz unmöglich, den Maßstab an die scharf gebogene Vorderseite dicht anzulegen und während des Markierens unverrückt in seiner Lage zu erhalten. Vor allem aber geht es bei dieser Manipulation ohne Schädigung des Keimlings kaum ab. Ich habe es deshalb vorgezogen, die Tuschemarken nach

Augenmaß anzubringen und dann ihre Entfernungen zu messen. Der Einheitsabstand der Marken war willkürlich und wurde den jeweiligen Längen- und Formverhältnissen des Bogens der Versuchspflanze angepaßt. Er betrug im Mittel 1,0 bis 1,3 mm. Sofort nach der Markierung wurden die Zonen mittels Horizontalmikroskops gemessen und ein (4fach) vergrößertes (in Fig. 13 wieder verkleinertes) Bild des Keimlings in der Seitenansicht mit den Marken angefertigt. Zur Herstellung des Bildes, das die Größenverhältnisse genau wiedergeben sollte, diente eine photographische Kamera, die das Bild vermittels eines unter 45° angebrachten Spiegels auf horizontaler Fläche, einer mit durchscheinendem Papier belegten Glasplatte, entwarf, auf der die Umrißlinien und Marken bequem nachgezogen werden konnten. Gemessen und gezeichnet wurden die Keimlinge auch nach einer Versuchsdauer von ca. 24 Stunden. Alle Manipulationen vollzogen sich im Dunkelzimmer bei künstlicher Beleuchtung unter tunlichster Ausschließung zu starken Lichteinflusses, um den Erfolg längerer Belichtung, rasches Aufkrümmen des umgebogenen Gipfels, zu vermeiden. Die Pflanzen weilten natürlich auch während der Dauer des Versuchs im Dunkeln.

Das Auftragen der Marken nach Augenmaß hat eine verschiedene Größe der Zonen zur Folge, was auch in den Reihen I der Tabelle zum Ausdruck kommt. Die gefundenen Zuwachsgrößen für die einzelnen Zonen sind demnach nicht ohne weiteres vergleichbar. Sie werden es, wenn man aus ihnen die prozentischen Zuwachswerte berechnet, d. h. wieviel Prozent der ursprünglichen Größe der Zone der gefundene Zuwachs beträgt. Unter Zuhilfenahme der Zeichnung, die über die Lage der Zone Aufschluß gibt, läßt sich hiernach ein sicheres Urteil über die Wachstumsverhältnisse in verschiedenen ausgedehnteren Partien des Bogens fällen.

Aus einer größeren Anzahl von Versuchen mit *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* und *Vicia Faba major*, die alle dasselbe Resultat hatten, wähle ich einen mit dem Hypokotyle der erstgenannten Pflanze aus, der für diese Zwecke besonders geeignet ist, weil er nicht so rasch aufkrümmt wie die nutierenden Stengel der anderen, die sich selbst im Dunkeln bald geradezustrecken beginnen. Die Zahlen der Reihen I und II der folgenden Tabelle geben die Längen der Zonen in Teilstrichen des Mikrometerokulars zu Beginn und am Ende des Versuchs (nach 24 Stunden) an; diejenigen der jüngsten (obersten) Zonen stehen voran. Die Reihe III verzeichnet die Zuwachsgrößen der einzelnen Zonen in Mikrometer-

H.

a		b			c		d				e						f	
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	
16	16,5	16	13,5	15	13	14	13	15	16	16,5	18	16,5	16	17,5	17	17	17	I
29	28,5	29	24	25	16,5	17	13,5	15,5	16	18,5	20,5	20	18,5	20	18	17,5	18	II
13	12,0	13	10,5	10	3,5	3	0,5	0,5	—	2,0	2,5	3,5	2,5	2,5	1	0,5	1	III
81,3	72,7	81,3	77,8	66,7	26,9	21,4	3,8	3,3	0,0	12,1	15,1	21,2	15,6	14,3	5,9	2,9	5,9	IV
		M. = **75,3 %**					M. = **4,8 %**											

V.

a		b		c	d		e						f		
14	15	15,5	14	15	16	16	16,5	16	17	16,5	18,5	17	17		I
25	25	22,5	17	21	30,5	30	23,0	20,5	19,5	17,5	20	18	17,5		II
11	10	7	3	6	14,5	14	6,5	4,5	2,5	1,0	1,5	1	0,5		III
78,6	66,7	45,2	21,4	40,0	90,6	87,5	39,4	28,1	14,7	6,7	8,1	5,9	2,9		IV
		M. = **33,3 %**			M. = **89,0 %**										

teilstrichen, während sich in Reihe IV die prozentischen Zuwachse berechnet finden. Die obere Kolumne (H.) enthält die Zahlen für die Zonen der Hinterseite, die untere (V.) die für die Zonen der Vorderseite.

Verfolgen wir an der Hand der Tabelle (Reihen IV) und der Fig. 13, am oberen Ende des Stengelgliedes beginnend, das Wachstum der aufeinanderfolgenden Querschnitte, so wachsen die Zonen 1 und 2 beider Seiten stark, die Hinterseite aber etwas stärker als die Vorderseite. Der Unterschied im Wachstum der Zonen 3 ist sehr groß, und ebenso strecken sich die Zonen H. 4 und 5 prozentual viel stärker als die ihnen korrespondierende Zone V. 4. Dies stärkere Wachstum der Hinterseite äußert sich in einer während der Dauer des Versuchs zunehmenden Krümmung des Stengelabschnittes a–c. Die Krümmung des Teilabschnittes a–b ist nicht bedeutend, stark und wichtig dagegen ist das Krümmen der Region b—c, das also auf dem Wachstumsunterschied der Zonen H. 3, 4, 5 und V. 3, 4 beruht (vgl. Fig. 13).

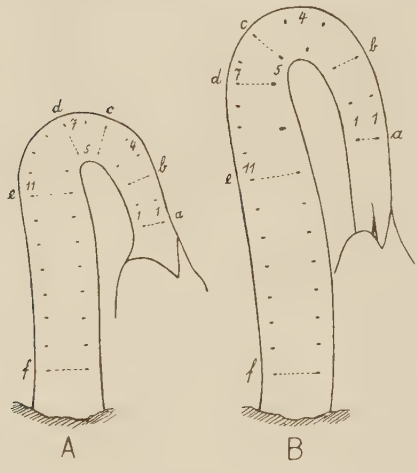

Fig. 13.

Im Sektor c–d mit den Zonen H. 6, 7 und V. 5 ist auf der Hinterseite das Wachstum relativ schwach geworden, wogegen auf der gegenüberliegenden Seite ein Ansteigen stattgefunden hat, so daß jetzt hier der prozentuale Zuwachs größer ist als dort. Das heißt, die Region wird ein wenig gerader. Doch wird sie in der Hauptsache passiv von der nachfolgenden Region d—e in eine mehr vertikale Richtung gedrückt. Die mit ihr zusammenhängende Region c—b würde hierdurch in etwa horizontale Lage gebracht werden, wenn in ihr keine Gegenbewegung, das soeben besprochene Krümmen, vor sich ginge.

Die Region d—e zeigt ganz auffallende Differenzen im Wachstum ihrer Vorder- und Hinterseite. Diese verlängert sich im Mittel um 4,8 %, jene dagegen um 89,0 %. Es muß selbstverständlich auch hier ein Krümmen stattfinden, das aber in diesem Falle auf das Geradestrecken eines gekrümmten Stengelstücks hinausläuft.

In der geraden Region e—f läßt das Wachstum nach der Basis zu nach; die Vorderseite wächst ein wenig stärker, doch ist die dadurch entstehende Krümmung unwesentlich.

Aus diesen verschieden gearteten Wachstumsverhältnissen der einzelnen Stengelabschnitte sind diejenigen in der sich krümmenden und der sich geradestreckenden Region hervorzuheben. Auf den dort vorzufindenden starken Wachstumsdifferenzen beruht es, daß der Stengel mit herabgebogenem Gipfel in Richtung seiner Achse beständig in die Länge zu wachsen vermag. Denn solches Verhalten stellt an das Wachstum ganz bestimmte Anforderungen, denen in folgender Weise genügt wird: Der Teil des Bogens (d—e), der an die aufrechte gerade Stengelpartie (e—f) anstößt, — er sei als Aufrichtungsregion bezeichnet — streckt sich energisch gerade und trägt dadurch zur vertikalen Verlängerung jener auch noch wachsenden Partie bei; zur selben Zeit krümmt sich die andere, die Kotyledonen tragende Hälfte des Bogens (c—b) — die Beugungsregion — stärker und erhält dadurch die Nutation des Stengels, die ohne dies infolge jenes Geradestreckungsvorgangs allmählich verschwinden müßte, wie es denn später beim Zuendegehen des Wachstums des Internodiums auch geschieht. Die Wachstumsdifferenzen, die diesen entgegengesetzten Krümmungen zugrunde liegen, müssen zur Erfüllung der vorliegenden Bedingungen stets beide realisiert sein. Denkt man sich die zweite Differenz fehlend, was einem beständigen stärkeren Wachstum der Hinterseite entspräche, und herrschten sonst dieselben Wachstumsgesetze wie bei geraden Stengeln, wo sich das Maximum des Wachstums gegen das Ende des Stengels bewegt, so müßte, da natürlich die ausgewachsenen Zonen gekrümmt blieben, der Stengel allmählich Spiralform annehmen. Es leuchtet ein, daß eine energische zweite Differenz für das Eindringen in den Boden von höchster Wichtigkeit ist, eine Erkenntnis, die uns bereits die Erfahrungen mit *Aspidium* gewinnen ließen.

Nun ist diese zweite Differenz an manchen Individuen keineswegs so stark wie in dem geschilderten Versuch. Auch die Beugungsregion wächst zuweilen auf den beiden Seiten weniger ungleich stark, und die Scheitelregion *(c—d)* kann sehr an Länge zunehmen sowie sich schärfer krümmen. Kombinieren sich all diese in einer Richtung liegenden Abweichungen von den Verhältnissen des beschriebenen Falls, so ist die Folge eine Verbreiterung des Bogens, die bei Kultur im Dunkeln in Luft und in lockerem Boden nicht

selten vorkommt. In widerstandsfähigerem Boden aber erfährt der Bogen mechanische Pressung, d. h. er wird eng, und das Wachstum bequemt sich der schärferen Biegung an, da der Bogen sich beim Wegfall des äußeren Druckes nicht verbreitert. Hier werden also die in dem geschilderten Versuche angetroffenen Verhältnisse, starke Differenzen im Wachstum anzutreffen sein, ja wohl in noch schärferem Maße. Das gibt sich oft schon äußerlich in einer zweiten Krümmung kund, die im Gebiet der zweiten Wachstumsdifferenz liegt. Besonders kräftig tritt sie an Keimlingen auf, die in festem Boden wachsen (Fig. 3 *B*). Da ist die Pressung des Bogens dermaßen, daß die Schenkel einander bis zur Berührung genähert sind und die Vorderseite geknickt erscheint. Hierzu kommt, daß in widerstandsfähigem Boden der aufrechte Schenkel abnorm dick wird. Die Folge ist eine außerordentliche Längenzunahme der gebogenen Hinterseite, wovon man sich an der Fig. 3 *B* überzeugt. Für die Vorderseite des herabgebogenen Schenkels bedeutet die Pressung umgekehrt eine Herabminderung ihrer Länge. Das Verhältnis der beiden Längen stellt sich also für die letztere sehr ungünstig. Vergliche man sonach beiderseits die Zellen, die soeben in die aufrechte Stengelpartie eintreten, so würde man sie in sehr verschiedenen Wachstumsphasen finden, die Zellen der Vorderseite würden sich noch sehr stark zu strecken vermögen, während die Zellen der gegenüberliegenden Seite dem Ende ihres Wachstums nahe wären. So erscheint die starke zweite Differenz, die sich nicht begnügt, die krumme Region gerade zu strecken, sondern ein Überkrümmen über die Normallage veranlaßt, ganz erklärlich. Besonders energische zweite Krümmungen habe ich bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis* aus festem Boden beobachtet. Da kann es geschehen, daß sich dieselbe während des Herausnehmens der Pflanze aus der Erde sichtbar verstärkt. In dem festen Boden wurde die Vorderseite der Aufrichtungsregion offenbar an der angestrebten Verlängerung gehindert. Die dadurch entstehenden Spannungen mußten im Boden als Druck gegen diesen wirken, an der Luft führten sie durch elastisches Ausgleichen das Krümmen des Stengels herbei.

Die Nutation oder erste Krümmung des Gipfels, auf der ersten Wachstumsdifferenz beruhend, ist in den Anfangsstadien der Keimung eine positiv geotropische Reaktion bezw. bei Epikotylen der Leguminosen autonome Aktion der apikalen Stengelpartie (Sperlich, 1912, S. 524 und 607). Später, nachdem der geotropische

Stimmungswechsel stattgefunden hat, ist die im Boden in voller Stärke beibehaltene Krümmung auf mechanische Pressung zurückzuführen, da entsprechend alte Dunkelpflanzen ihre Nutation auszugleichen begonnen haben. Auch im Boden wird der Ausgleich angestrebt werden. Sowie die Pflanze aber Anstalten macht, ihren Gipfel emporzuheben, wird er rein mechanisch durch den widerstrebenden Boden zurückgehalten werden; bald wird sein Wachstum sich dem äußeren Zwang durch Beschleunigung auf der konvexen und Verzögerung auf der konkaven Seite anpassen, d. h. es wird wiederum eine Wachstumsdifferenz und damit eine Krümmung des Stengelendes von der ursprünglichen Intensität entstehen. Der positive Geotropismus ist also jetzt in seiner Wirkung durch die mechanische Pression ersetzt. In lockeren Sägespänen erweist sich die Kraft, welche beim Aufrichten des Gipfels wirksam wird, dem Widerstand des Mediums überlegen; denn der Ausgleich der Krümmung vollzieht sich hier oft genug. Auch wenn Pflanzen nahe an die Erdoberfläche gelangt sind, wenden sie zuweilen ihren Gipfel empor, weil der Boden dort von unten her aufgelockert ist, also nur mehr unzureichenden Widerstand bietet. Wenn ein Internodium am Ende seines Wachstums angelangt ist, streckt es sich unter allen Umständen, auch bei höherem Außendruck, gerade; denn dann wachsen die Zellen der Hinterseite kaum mehr, während diejenigen der Vorderseite sich noch energisch zu strecken vermögen. Der Prozeß wird durch Laubblätter oder Keimblätter, welche dem Stengelende inseriert sind, sehr erschwert.

Die Wachstumsuntersuchungen sollten die Grundlage für die Untersuchung der mechanischen Wirkungsweise der nutierenden Stengel im Boden bilden. Die in der Literatur bisher nur nebenbei angestellten Betrachtungen über diesen Punkt berücksichtigen ausschließlich die äußere Tatsache des zweischenkligen Bogens. Die Vorstellung, die man sich von der mechanischen Wirkungsweise im allgemeinen macht, deckt sich, wie mir scheint, mit derjenigen, welche aus den folgenden Worten Darwins (1881, S. 73) spricht, der nach einer zustimmenden Bemerkung über die Haberlandtsche (1877) Beurteilung der Nutation als eine Schutzmaßregel für die Sproßspitzen fortfährt: „Wir glauben indessen, daß einige Bedeutung auch dem zugeschrieben werden dürfte, daß der Hypokotyl, Epikotyl oder ein anderes Organ, wenn es zuerst gebogen ist, vermehrte Kraft erhält; denn beide Schenkel des Bogens

nehmen an Länge zu, und beide haben Widerstandspunkte, solange die Spitze innerhalb der Samenhüllen eingeschlossen bleibt; und hierdurch wird der Scheitel des Bogens durch die Erde mit zweimal so viel Kraft durchgetrieben, als diejenige beträgt, welche ein gerader Hypokotyl usw. ausüben könnte. Sobald indessen das obere Ende sich frei gemacht hat, ist die ganze Arbeit von dem basalen Schenkel allein auszuführen.“ Eine richtigere Ansicht als Darwin über die bei Annahme von zwei treibenden Säulen zustande kommende Kraftwirkung äußert Pfeffer (1893, S. 383f.): „Wenn sich aber bei den meisten Keimpflanzen ein bogenförmig gekrümmtes Stengelstück (Hypokotyl oder Epikotyl) durch den Boden drängt, so müssen hier biologische Motive berücksichtigt werden, die z. B. in Schutzerzielung oder in der Aufgabe das Endosperm auszusaugen gegeben sind. Denn im allgemeinen wird sich bei solcher Bogenform ein ungünstigeres Verhältnis zwischen dem Widerstand und der treibenden Energie (resp. den wirksamen Querschnitten) ergeben, selbst wenn, wie gewöhnlich, während der Arbeit des Durchbrechens der Spitzenteil noch im Samen gestützt ist. Damit kommen eben zwei wachsende Säulen für das Hinaustreiben des Bogenstückes in Betracht oder richtiger in dem sich vergrößernden Ringe ist die von jedem Punkt nach außen wirkende Kraft bestimmt, wenn die der Achse parallel wirkende Kraft und der Krümmungsradius bekannt sind. Doch wächst eben auch mit der Fläche des Bogens, selbst wenn diese dachig zugeschärft ist, die widerstandbietende Fläche in solchem Grade, daß die Summe der aufzuwendenden Arbeit zumeist wohl mehr als das Zweifache derjenigen Energiemenge ist, welche auf das Durchpressen einer einzelnen Spitze aufzuwenden sein würde.“ Der wesentliche Zug der auch in diesen Worten zum Ausdruck kommenden Auffassung ist, daß zwei treibende parallele Säulen und zwei Stützpunkte vorausgesetzt werden. Die Frage, wie die Pflanze gegen den Boden wirkt, wenn infolge Herausziehens des Sproßgipfels aus dem Samen bezw. des Sproßgipfels samt Samenschale aus der Erde nur mehr ein Schenkel die Arbeit leistet, ist noch nirgends diskutiert worden, obschon die Hauptarbeit, zumal wenn der Same tief ausgesät wurde, in dieser Form geleistet wird.

Ist denn aber überhaupt die Annahme von zwei treibenden Säulen mit je einem Stützpunkt für irgend ein Stadium der Keimung berechtigt? Bislang schloß man aus den Tatsachen, daß der umgebogene Schenkel im Samen oder in der Erde eingeklemmt

ist und sich verlängert, er besitze einen Stützpunkt oder Fixpunkt und sei als treibende Säule anzusprechen. Dieser Schluß ist deshalb nicht zwingend, weil zu jenen Tatsachen noch die hinzukommt, daß der umgebogene Schenkel — er sei mit *B* bezeichnet — nicht isoliert, sondern mit dem anderen, dem Schenkel *A*, verbunden ist. Er muß also noch weitere Bedingungen erfüllen, ehe er für aktive Arbeitsleistungen in Betracht kommen kann. Es genügt nicht, daß er gestützt ist und wächst, er muß in ganz bestimmter Stärke wachsen. Dieser Punkt ist es, der bisher nicht beachtet wurde, ebensowenig wie die Wachstumsverhältnisse im Bogen, die doch für die Mechanik sehr wesentlich sind.

Eine sonst nicht beachtete, aber, wie schon angedeutet, sehr wichtige Tatsache ist, daß die beiden Schenkel des Bogens nicht gleichmäßig an Länge zunehmen. Vergleicht man in gewissen Zeitintervallen, etwa aller 12 Stunden, die beiderseitigen Längenzunahmen, so erweist sich stets diejenige des aufrechten Schenkels als größer. Ich habe an Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Ricinus communis*, deren Krümmung erst 90° betrug, also in Keimungsstadien wie sie Fig. 14, *1* zeigt, Messungen durchgeführt und gefunden, daß der Schenkel *B*, gemessen vom oberen Ende der Kotyledonen bis zum Scheitel der Krümmung, stets hinter dem anderen Schenkel, gemessen vom Scheitel bis zur Hypokotylbasis, an Zuwachs zurücksteht. Das Verhältnis der Zunahmen schwankt, beträgt aber häufig 2 : 1 und verschiebt sich späterhin noch vielmehr zugunsten des aufrechten Schenkels. Fernerhin geht das Durchbrechen nicht nur mit Bögen vor sich, deren Schenkel parallel laufen, sondern in den allerersten Keimungsstadien meist mit Bögen, deren Schenkel winklig aufeinanderstehen. Bemerkenswert ist vor allem der Fall einer Krümmung von 90°, der immer dann realisiert ist, wenn epigäisch keimende Samen in horizontaler Lage zur Entwicklung gelangen. Der eine durch den vertikalen Hypokotyl repräsentierte Schenkel *A* steht dann senkrecht auf dem Schenkel *B*, der durch den umgebogenen Hypokotylabschnitt samt Kotylen dargestellt wird. Unsere Untersuchung soll von diesem Falle ausgehen. Die Wachstumsverhältnisse im Bogen der um 90° gekrümmten Internodien liegen ganz analog denen der um 180° nutierenden Sprosse, nur sind die beiden charakteristischen Wachstumsdifferenzen entsprechend der schwächeren Krümmung geringer.

Es liegen also die Keimblätter, von der Samenschale umhüllt, horizontal im Boden, Wurzel und Hypokotyl haben sich vertikal

nach abwärts gesenkt (Fig. 14, *1*). Das Durchbrechen zum Licht beginnt mit dem Augenblick, wo das Widerlager des negativ geotropisch gewordenen Hypokotyls fest genug ist, um den aus seinem Längenwachstum resultierenden Druck nach aufwärts zu lenken. Der vertikale Schenkel *A* übt also auf den horizontalen Schenkel *B* einen Druck aus, der ein einseitiges Aufrichten des letzteren und damit Emporheben des Erdbodens über *B* zur Folge hat; unter *B* entsteht ein Hohlraum (Fig. 14, *2*). Das ist aber nicht der einzige Effekt des Wachstums von Schenkel *A*. Dessen ganze, noch kurze Vorderseite wächst anfangs stärker als die Hinterseite. Er krümmt sich daher in der Richtung vom anderen Schenkel weg, übt mithin auf diesen einen Zug aus, der jedoch gegenüber dem Druck gering ist, da die Wachstumsdifferenzen klein sind. Gleichzeitig verlängert sich der Schenkel *B*, jedoch in geringerem Maße als *A*. Er wird daher auf diesen einen Druck auszuüben vermögen, wenn er sich mehr verlängert, als die Länge des Wegs beträgt, den er bei völlig passivem Verhalten infolge des vom Schenkel *A* auf ihn ausgeübten Zugs zurücklegen würde. In den ersten Stadien des Eindringens, wo der Winkel der Schenkel nur wenig kleiner als 1 R ist, kommt diese Druckwirkung sicherlich zustande, weil das Verhältnis der beiderseitigen Längenzunahmen noch relativ günstig für den Schenkel *B* liegt. Der Erfolg dieses Druckes auf den Schenkel *A* ist analog dem von *A* auf *B*: *A* wird in schrägere Richtung gedrückt, als er ohne ihn eingeschlagen hätte, der Hohlraum im Boden wird breiter. Die Schrägstellung des Schenkels *A* in Fig. 14, *2*, *3* rührt möglicherweise von diesem Druck her. Wir gelangen zu dem Resultat, daß in den ersten Stadien der Keimung tatsächlich eine Zweisäulenwirkung, d. h. Arbeitsleistung beider Schenkel realisiert sein kann, wenn sie auch etwas anders beschaffen ist als die früher angenommene.

Fig. 14. *Helianthus annuus.* Erste Stadien der Keimung, durch eine Glaswand beobachtet. Nat. Gr.

Ohne Zweifel überwiegt aber die Leistung des Schenkels *A* die von *B*, denn jener nimmt immerfort mehr an Länge zu als

dieser. Das Längerwerden der Schenkel führt zu einer Verkleinerung des von ihnen eingeschlossenen Winkels. Dabei wird der Schenkel *A* nur wenig von *B* in der Richtung beeinflußt, er behält im großen und ganzen seine vertikale Stellung bei (Fig. 14, *4*). Dies erklärt sich aus seiner Steifheit und seinem kräftigen Wachstum, das zudem durch die negativ geotropische Eigenschaft des Stengels so gelenkt wird, daß keine größere Abweichung von der Vertikalen entsteht. Somit kommt die Verkleinerung des Winkels hauptsächlich auf Rechnung des Schenkels *B*, der teils passiv vom Boden, teils infolge aktiver stärkerer Krümmung der Beugungsregion in mehr und mehr senkrechte Stellung gedrückt wird. Die mechanische Folge der Verkleinerung des Winkels ist, daß der vom Schenkel *A* auf *B* ausgeübte Druck in zwei Komponenten zerfällt, von denen die eine weiterhin als Druck senkrecht auf *B* wirkt, während die andere sich als Zug auf *B* in Richtung von *B* äußert (Fig. 15). Der Zug ist bestrebt, den Schenkel *B* von seinem Stützpunkt um eine gewisse Strecke zu entfernen. Da der von den Schenkeln eingeschlossene Winkel sich mehr und mehr verkleinert, was eine Vergrößerung der Zugkomponente und des infolgedessen zurückgelegten Weges zur Folge hat, da der Schenkel *A* hierbei in der Hauptsache eine konstante, vertikale Richtung einhält und der Schenkel *B* sich nur in geringem und abnehmendem Maße verlängert, muß er beim Erreichen eines bestimmten Winkels, der von dem Verhältnis der Längenzunahmen abhängt, von seinem Stützpunkt weggezogen werden, um fortan keinen Druck mehr auszuüben (Fig. 14, *4*). Es findet hiernach ein ganz allmählicher Übergang von der Zweisäulenwirkung zur Einsäulenwirkung statt. Offenbar spielt aber die erstere, zum mindesten was ihre Dauer angeht, eine Nebenrolle.

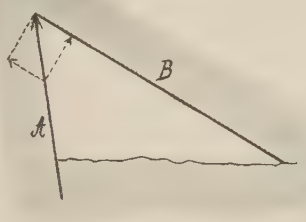

Fig. 15.

Das gilt auch von den hypogäisch keimenden Pflanzen, wo ein Epikotyl den Boden durchbricht, wie bei *Vicia Faba*. Beobachtet man hier die ersten Keimungsstadien genau, so gewinnt man den Eindruck, daß die eingeklemmte Gipfelknospe eine nennenswerte mechanische Leistung nicht vollbringen kann, daß sie viel-

mehr von Anbeginn unter Zug von seiten des aufrechten Schenkels steht. Einerseits wird sie sehr bald aus den sie einklemmenden Kotyledonen herausgezogen, andererseits erfüllen die jungen Blättchen, deren Wachstum hier als Kraftquelle in Frage käme, die Bedingung der Steifheit in unzureichendem Maße, und zum Ausbiegen ist trotz großer Annäherung der beiden inneren Kotyledonarflächen Raum gegeben. Es wird sich schwer sicher nachweisen lassen, daß der umgebogene Schenkel keinen Druck ausübt, das aber läßt sich mit Gewißheit behaupten, daß die eventuell dadurch zustande kommende Arbeitsleistung im Vergleich zu der Gesamtleistung beim Durchbrechen verschwindend gering ist. Die Hauptarbeit wird von dem aufrechten Schenkel geleistet.

Außer dem Verhältnis der Längenzunahmen der beiden Schenkel ist es noch ein weiterer Grund, der verhindert, daß der um 180° gebogene Gipfel den aufrechten Schenkel bei seiner Arbeitsleistung tätig unterstützt: Dem parallel zum Schenkel *A* verlaufenden Schenkel *B* fehlt ein Widerlager, da sich, wie früher bereits dargelegt, unter ihm keine Erde, sondern Luft befindet. Es kommt nicht etwa vor, daß sich der Schenkel *B* gegen die Wandungen des Kanals stemmt und so schieben hilft. Er wird passiv emporgezogen. Eine Zweisäulenwirkung kommt auch dann nicht zustande, wenn der nutierende Keimstengel auf ein Hindernis stößt. Die in solchem Falle ablaufenden Ereignisse veranschaulicht Fig. 16. Nach dem Auftreffen auf das Hindernis verbiegt zunächst der aufrechte Schenkel in seinen unteren Teilen. Dadurch geraten die (infolge der Wachstumshemmung sich verdickenden) oberen Partien allmählich in eine gewisse Schräglage. In der betreffenden Richtung gleitet der Keimling nunmehr an dem Widerlager entlang, an dessen Rande er sich geotropisch in die Höhe wendet. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Spitze des umgebogenen Schenkels nach dem Auftreffen des Keimlings auf das Hemmnis zeitweilig mit dem Erdboden in Berührung kommt (Fig. 16, bei x). Trotzdem vermag der Schenkel schwerlich Druck auszuüben. Denn sein Gegenüber nimmt stets mehr an Länge zu als er. Das Aufstoßen auf ein Hindernis hat niemals den Erfolg, daß die obersten Partien des aufrechten Schenkels sich nach der Seite des anderen Schenkels bewegen (dergestalt, daß ein bei *A* gelegener Punkt schließlich eine *A'* analoge Lage einnehmen würde), wodurch der Schenkel *B* auf Kosten von *A* an Länge gewänne; falls die übergewanderten

Partien sich dann streckten, wäre eine Aktivität beider Schenkel ja denkbar. Wenn der Sproßgipfel also um 180° nutiert, geschieht das Durchbrechen unter allen Umständen durch den Druck einer einzigen Säule.

Die bezüglichen Wachstumsverhältnisse sind ausführlich dargelegt worden. Sie sind ja vollkommen verständlich aus der Biegung des Stengels. Aber diese Biegung und das aus ihr sich ergebende Wachstum müssen die Fortbewegung im Boden und die Druckwirkung gegen ihn ganz eigenartig gestalten, ganz anders, als wie die einer geraden Wurzel beschaffen sind. Um eine deut-

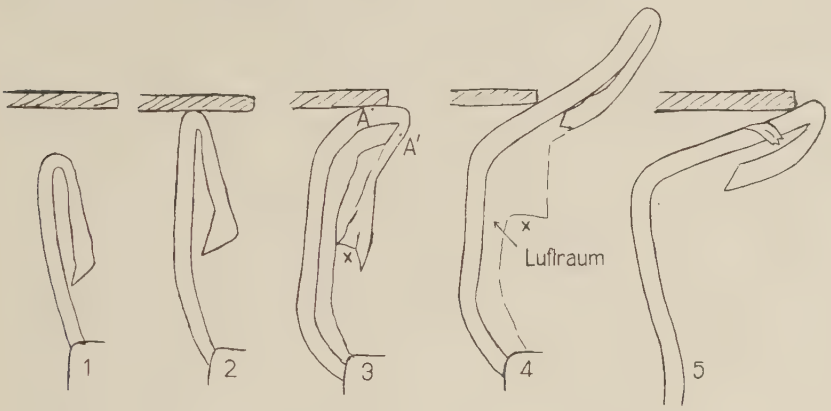

Fig. 16.

Einem Keimling von *Phaseolus multiflorus (1—4)* wurde durch eine Topfscherbe der Weg verlegt und sein Verhalten durch eine Glaswand beobachtet. Die jeweilige Form des Keimlings wurde durch Auflegen von Pauspapier auf die Glaswand abgezeichnet. Die Figuren ermangeln genauerer Einzelheiten, weil die Pflanze teilweise von Erde verdeckt war. Versuchsdauer 4 Tage. In *5* ist ein *Vicia Faba*-Keimling unter gleichen Umständen wiedergegeben. Verkl.

liche Vorstellung der Bewegungsweise der nutierenden Stengel im Boden zu gewinnen, verfahre man mit einem Gummischlauch folgendermaßen: Man fasse den Schlauch an den Enden und biege ihn ∩-förmig. Der von der linken Hand gehaltene Schenkel stelle den aufrechten Schenkel des nutierenden Internodiums dar, der von der rechten gehaltene das umgebogene Sproßende. Auf dem Tisch liegend, zwischen zwei in geringem Abstand parallel liegende Bücher geklemmt, wird der Schlauch in der Weise mit beiden Händen vorwärts geschoben, daß die Rechte sich schneller bewegt als die Linke. Die Bewegung des Schlauchs gibt dann ein voll-

kommen zutreffendes Bild von der Bewegung der wachsenden Regionen der Pflanze im Boden. Allerdings wirkt von den Kräften, die die Bewegung verursachen, die, welche beim Schlauch am rechten Schenkel angreift, bei der Pflanze links einseitig an dem Übergang der geraden Stengelpartie in den Bogen (Vorderseite der Aufrichtungsregion). Diesem Umstand läßt sich am Schlauch in der Weise Rechnung tragen, daß man mit der rechten Hand nicht den rechten Schenkel vorwärts schiebt, sondern links im Bereiche des Bogens an der Unterseite einen Druck nach links ausübt, während sich die linke Hand wie vorher verhält. Die Bewegung des Schlauchs ist dann ganz dieselbe wie früher, mit dem wesentlichen Unterschied, daß der rechte Schenkel gezogen wird, statt selbst zu drücken. Diese Art der Bewegung ist völlig verschieden von der eines Schlauchs, dessen Schenkel von beiden Händen in gleichem Tempo vorwärts gedrängt werden. Der Bogen wird in diesem Falle immer von demselben Schlauchabschnitte gebildet; es findet keine Bewegung in ihm statt, er ist in sich in Ruhe. Den Scheitel nimmt immer ein und derselbe Punkt ein, und jeder Punkt des Bogens bewegt sich geradlinig, parallel zu den Schenkeln. In diesem Falle könnte man vom Vorwärtstreiben eines Gewölbes reden, und so scheint man sich die mechanische Wirkungsweise der nutierenden Pflanzen bisher gedacht zu haben. In dem anderen Falle aber nehmen fortgesetzt andere Partien des Schlauchs die Bogenregion ein; während die einen sich geradestrecken, krümmen sich die andern. Der Scheitel ist in jedem Moment im Besitze eines anderen Punktes, und alle Punkte des Bogens wandern auf gekrümmten Bahnen schräg nach links hin. Die Verhältnisse dieses Falles entsprechen vollkommen denen der nutierenden dikotylen Keimpflanzen. Es ist wichtig, über das Verhalten des gebogenen Gipfels Klarheit zu haben, weil er es ist, mit dem die Pflanze gegen den Boden arbeitet und den übrigen wachsenden Stengelpartien Raum im Erdreich verschafft. Man kann bei den Keimlingen die Bahnen der Punkte des Bogens bestimmen, indem man am Bogen einen Punkt mit Tusche markiert, mittels der beschriebenen Zeichenkamera ein Bild des Keimlings auf der mit durchscheinendem Papier belegten Glasplatte entwirft und in gewissen Zeitabschnitten das Bild des Punktes auf dem Papier aufzeichnet, wobei natürlich weder Pflanze noch Apparat je aus ihrer ursprünglichen Stellung gebracht werden dürfen. Fig. 17 zeigt an *Ricinus communis* die Bahn des Punktes, der beim Beginn des Versuchs

den Scheitel einnahm[1]). Er bewegt sich erst in schräger Richtung, um nach gewisser Zeit eine senkrechte Bahn einzuschlagen. Die schräge Bewegung des Punktes ist zusammengesetzt aus einer vertikalen, zur Stengelachse parallelen Bewegung, verursacht durch das allseitig gleiche Längenwachstum des aufrechten Schenkels, und einer mehr horizontalen drehenden Bewegung, verursacht durch das Geradestrecken der gekrümmten Aufrichtungsregion. Die von einem bestimmten Zeitpunkt an einsetzende senkrechte Bewegung repräsentiert die erste Komponente[2]) rein und kommt zum Vorschein, wenn die Region, in der der Punkt liegt, der aufrechten geraden Stengelpartie angehört, d. h. wenn sie sich völlig gerade gestreckt hat und infolgedessen die drehende Komponente verschwindet. Diese letztere allein sichtbar zu machen, ist experimentell nicht leicht möglich. Man erhält eine Vorstellung ihres Verlaufs, wenn man in Fig. 13 die Aufrichtungsregion vor und nach dem Versuche vergleicht, indem man beide unter Verwendung von Pauspapier zur Deckung bringt; Linie *e* kann dabei als Beginn der Region gelten. Man bemerkt dann, daß die Bahn eines Punktes bei *d* eine gekrümmte Kurve von annähernd horizontalem Verlauf ist.

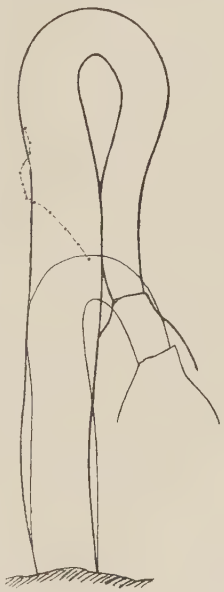

Fig. 17.

Ebenso wie die Bewegung der Bogenregion der nutierenden Keimlinge zusammengesetzt ist, resultiert der von ihr nach außen wirksam werdende Druck, vermittels dessen die Pflanze den Widerstand des Bodens überwindet, aus zwei verschiedenen Einzeldrucken, von denen der eine

1) Die erste Markierung des Punktes auf dem Papier geschah am 27. Aug. 1913 $10^1/_4$ Uhr vorm., die letzte am 29. Aug. 1913 3 Uhr nachm. Im ganzen wurden 13 Markierungen, die des Nachts keine Unterbrechung erfuhren, vorgenommen. Die Zeitintervalle schwankten zwischen 3 und 7 Stunden, im Mittel betrugen sie $4^1/_2$ Stunden. Die Pflanze weilte mit Ausnahme der kurzen Zeiten, welche das Markieren beanspruchte, im Dunkeln. In Fig. 17 ist die Originalzeichnung, ein viermal vergrößertes Bild des Keimlings, verkleinert reproduziert.

2) Die erste Komponente ist in Fig. 17 keine gerade Linie, weil der Stengel Nutationsbewegungen ausgeführt hat. Diese können bei diesen Versuchen außerordentlich stören, da natürlich die Bahn der Punkte durch sie beeinflußt wird. Die Fig. 17 entstammt einem verhältnismäßig sehr günstig verlaufenen Versuch, der Stengel ist ziemlich gerade empor gewachsen.

durch das allseitig gleiche Längenwachstum der aufrechten Stengelpartie zustande kommt, während der andere durch die Wachstumsdifferenzen der Vorder- und Hinterseite der Aufrichtungsregion des Stengels hervorgebracht wird. Die Bewegung und Druckwirkung der aufrechten geraden Stengelpartie, isoliert gedacht, ist in jeder Hinsicht analog der einer Wurzel. Der Druck hat die Richtung der Achse des Stengels, ist also in der Hauptsache vertikal. Dagegen ist, wie wir sahen, die infolge der Geradestreckung der Aufrichtungsregion zustandekommende Bewegung eine Art Drehbewegung, an der ein Stück des übrigen Bogens teilzunehmen gezwungen ist, und die Bahnen der Punkte des Bogens sind krummlinig. Die Kenntnis ihres Verlaufs ist deswegen von Bedeutung, weil man durch sie Aufschluß über die Richtung des von jedem Punkte nach außen wirkenden Druckes erhält. Denn diese stimmt mit der Richtung der Tangente an die Bahn des Punktes überein. Da diese letztere krummlinig ist, wechselt die Richtung beständig, eine mittlere Hauptrichtung der Kraftäußerung wird sich aber immer angeben lassen, zumal die Krümmungen der Kurven gering sind. Die Aufrichtungsregion hat bei ihrem Geradestrecken nicht nur sich selbst, sondern den ganzen übrigen Bogen in das Erdreich einzupressen. Da dieser nicht aus eignen Kräften, d. h. durch eigenes Wachstum Druck ausübt, sich also, abgesehen von den in entgegengesetztem Sinne verlaufenden Krümmungsvorgängen in der Beugungsregion, passiv verhält, drückt er in gleicher Richtung wie die Aufrichtungsregion selbst.

Die Druckkräfte der beiden Arbeit leistenden Regionen kombinieren sich, und demgemäß ist auch die Richtung des endlichen Druckes eine Resultante aus den Richtungen der beiden Einzeldruckkräfte. Sie ist bekannt, wenn man die Bahnen der Punkte kennt. Somit gibt die Bahn des Punktes in Fig. 17 gleichzeitig Aufschluß über die Richtungen des von diesem Punkt nach außen ausgeübten Druckes, ja, da die Bahnen der übrigen Punkte ganz analog sind, über die Richtung des vom Bogen ausgeübten Druckes überhaupt.

Der gesamte Druck der wachsenden Regionen verteilt sich nun auf die ganze Oberfläche des Bogens, und es fragt sich, an welcher Stelle desselben die ihr zur Verfügung gestellte Kraft am vollständigsten als Druck nach außen zur Geltung kommt. Man muß sagen: dort, wo der Winkel zwischen der Bahn des Punktes und der durch den Umriß des Bogens dargestellten Kurve sich am

meisten einem Rechten nähert; denn dort ist die Kraftrichtung senkrecht zur drückenden Fläche, und die Kraft kommt voll zur Wirkung, während andernfalls nur eine zur Fläche senkrechte Komponente der Kraft als Druck wirksam wird. Je mehr die beiden Kurven der Berührung zustreben, um so weniger wird nach außen ein Druck wirksam, die betreffenden Stellen des Bogens gleiten vielmehr am Boden hin. Hiernach zeigt Fig. 17, daß der Druck im Bogenbereich vom Scheitel ausgegangen basalwärts bis zu einem Maximum zunimmt, gipfelwärts bis Null sinkt.

Das mechanische Verhalten des Gipfels der nutierenden Sprosse erweist sich als grundverschieden von dem einer Wurzelspitze, und zwar ist es bedingt durch die Umbiegung der Sproßspitze. Es fragt sich nun, ob diese Stengel durch ihre Biegung im Vergleich zu einer Wurzel oder einem mit guter Spitze versehenen geraden Stengel beim Durchbrechen im Vorteil sind, ob der Nutation etwa neben der Bedeutung einer Schutzeinrichtung für die jungen Organe des Sproßgipfels die einer Kraftmaschine zukommt. Die Frage bezieht sich präziser allein auf die Aufrichtungsregion, denn der Bogen im ganzen bedeutet ja sicherlich eine Vergrößerung der Widerstand bietenden Fläche, die das Durchbrechen erschweren muß, da die zur Verfügung stehende Kraft resp. der wirksame Querschnitt sich nicht proportional der Oberflächenvergrößerung ändert. Durch die Umbiegung um 180^0 werden ja nicht einmal zwei treibende Säulen geschaffen, was einer Vergrößerung des wirksamen Querschnitts gleichkäme. Daß der Bogen das Durchstoßen behindert, geht übrigens daraus hervor, daß seine Oberfläche in widerstandskräftigem Boden auf ein Minimum reduziert wird, indem die Schenkel, die in Luft oder lockerem Boden infolge der Breite des Bogens oft beträchtlich voneinander abstehen, dort einander dicht angepreßt werden. Die Frage ist also, ob die auf starken Wachstumsdifferenzen beruhende Leistung der Aufrichtungsregion so außerordentlich ist, daß dadurch der Nachteil der Biegung, die zur Hervorbringung jener Wachstumsdifferenzen nötig ist, verschwindend klein wird. Die Aufrichtungsregion (Fig. 13) drückt mit einer Fläche, welche durch die Kurve $d-e$ repräsentiert wird, gegen den Erdboden. Sie macht bei ihrem Geradestrecken eine drehende Bewegung. Man wird ihre Wirkungsweise daher mit der eines einarmigen Hebels vergleichen dürfen. Der übrige Bogen erscheint dann als Verlängerung des Hebels. Nun sieht man, daß die Last, d. i. der Widerstand des Bodens, sich über den ganzen

Hebel (die Fläche *d*—*e*) verteilt, sich nicht auf einen dem Drehpunkte, der bei *e* zu suchen wäre, nahe gelegenen Punkt konzentriert. Die Region stellt also einen Krafthebel nicht dar. Somit ist die mechanische Nachteiligkeit der Nutation unbestritten.

Aber nur, wenn man eine Wurzel oder einen mit guter Spitze versehenen geraden Stengel zum Vergleich heranzieht. Die geraden Keimstengel besitzen jedoch keineswegs eine mechanisch gute Spitze. Sie wird ja entweder von Keimblättern oder dicht gedrängten jugendlichen Blättchen gebildet, und gegenüber einer solchen „Spitze" ist, wie der folgende Versuch lehrt, der Bogen doch vorteilhaft. Ich steckte im Dunkeln erwachsene, 4—5 cm lange *Vicia Faba*-Keimlinge, deren Gipfel sich fast aufgerichtet hatte, tief so in Erde, daß die Gipfel senkrecht im Boden standen, während die aufrechten Schenkel eine geringe schräge Richtung inne hatten. (Völlig gerade Stengel konnten deswegen nicht verwendet werden, weil deren Gipfelknospen infolge des Blattwachstums größer sind, als für den Vergleich statthaft ist.) Nach 2—3 Tagen wurden die Pflanzen aus der Erde genommen. Sämtliche Sproßgipfel waren um 180° gebogen, in allen Fällen war wieder eine Nutation vorhanden. Befanden sich die Pflanzen hinter Glas, so ließ sich beobachten, daß die Blätter des Gipfels gepreßt wurden und spreizten, sie stellten dem Vordringen offenbar einen außerordentlichen Widerstand entgegen. Die Pflanze fand also oben und unten ein Widerlager. Fortgesetztes Wachstum mußte somit zum Ausbiegen führen. Nur brauchte dies nicht immer in der Wachstumsregion zu erfolgen. Die Bogenentstehung ist mit den Verbiegungen, die die ausgewachsenen Stengelpartien bisweilen gleichzeitig erfahren, nicht auf völlig gleiche Stufe zu stellen. Es liegt hier eine Art plastischen Wachsens vor. Die wachsende Region befindet sich unter starkem Längsdruck, dem sie dadurch entgeht, daß sie seitlich zu einem Bogen auswächst. Ganz dasselbe Resultat hatten Versuche mit Keimlingen von *Helianthus annuus*, deren Kotylen anfangs völlig aufrecht standen und von der Samenschale umhüllt waren. Auch hier stellte die wachsende Region einen Bogen her, dann wurden die noch schräg nach oben stehenden Keimblätter rückwärts aus der Samenschale herausgezogen. Sowie die Pflanzen über den Boden gelangten, streckten sie sich wieder gerade. Die Versuche beweisen, daß der Bogen das Durchbrechen erleichtert, also auch mechanisch vorteilhaft ist.

Ein Vergleichsobjekt unter den Kraftmaschinen der Technik wird man für die nutierenden dikotylen Keimlinge nach diesen Ausführungen nicht mehr suchen.

Die Experimente zur vorliegenden Arbeit wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Mein verehrter Lehrer, Herr Geh. Rat Prof. Dr. W. Pfeffer, hat mich dabei beständig mit wohlwollendem Rate unterstützt. Dafür sowie für alle sonst von ihm empfangene Anregung bin ich ihm zu dauerndem Danke verpflichtet. Auch Herrn Privatdozent Dr. Joh. Buder sage ich für freundliche Ratschläge meinen besten Dank.

Literatur-Verzeichnis.

Areschoug, F. W. C., Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. 1896. Acta reg. Soc. physiographicae Lundensis, 1895.

Darwin, Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von I. V. Carus. Stuttgart 1881.

Ekkert, J., Über Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten. Dissertation. Leipzig 1873.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1900.

Haberlandt, G., Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877.

Hering, F., Über Wachsthumskorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., 29, 1896.

Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.

Klebs, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, herausg. von Pfeffer, 1. Bd., Leipzig 1885.

Kraus, C., Zur Kenntnis des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung. Forsch. auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik, herausg. von Wollny, 12, 1889.

Massart, J., Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bulletin du jardin botanique de l'État à Bruxelles, Vol. I, fasc. 4, 1903.

Neubert, R., Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., 38, 1903.

Pfeffer, W., Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. XX. Bd. d. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Nr. 3. Leipzig 1893.

— —, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1897—1904.

Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

Sachs, J., Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. Leipzig 1874.

Schellenberg, H. C., Untersuchungen über die Lage der Bestockungsknoten beim Getreide. Forsch. auf d. Gebiete d. Landwirtschaft. Frauenfeld 1902.

Schütze, R., Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., 48, 1910.

Sperlich, A., Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte. Jahrb. f. wiss. Bot., 50, 1912.

Wiesner, J., Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse, 77, I, 1878.

Wollny, E., Untersuchungen über den Einfluß verschieden tiefer Unterbringung des Saatgutes auf die Entwicklung und die Erträge der Kulturpflanzen. Journal f. Landwirtschaft, 32. Jahrg., 1. Heft, 1884.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Walter Leonhardt, bin geboren am 31. Januar 1890 in Meißen als Sohn des Bürgerschuloberlehrers Reinhold Leonhardt, evang.-luth. Konfession. Nachdem ich den elementaren Schulunterricht auf der höheren Bürgerschule meiner Vaterstadt empfangen, besuchte ich das dortige Realgymnasium, das ich Ostern 1909 mit dem Zeugnis der Reife verließ. An der Technischen Hochschule zu Dresden studierte ich zunächst Bauingenieurwissenschaften, vom 3. Semester ab widmete ich mich aber naturwissenschaftlichen, speziell botanischen, zoologischen und chemischen Studien, und zwar in Dresden, Jena und Leipzig.

Ich besuchte die Vorlesungen bez. Praktika der Herren

Böhm, Bruck, Drude, Elsenhans, Grübler, Hallwachs, O. Hempel, W. Hempel, Jakobi, Kalkowsky, Krause, Ludwig, Pattenhausen, Walzel, Wuttke in Dresden,

Detmer, Eucken, Linke, Plate, Stahl in Jena,

Barth, Buder, Chun, Credner, Gregory, Hantzsch, Jungmann, Le Blanc, Miehe, Pfeffer, Rinne, Schaum, Sieglbauer, Simroth, Spranger, Wagner, Wiener, Woltereck, Wundt in Leipzig.